Bedingungen zur Stecklingsbildung und Pfropfung von Monokotylen

---

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen philosophischen Fakultät (Sektion II)

der Königl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

eingereicht von

Otto Schubert

aus Rosefeld (Anhalt)

Mit 22 Textfiguren

Jena

Gustav Fischer

1913

Bedingungen zur Stecklingsbildung und Pfropfung von Monokotylen

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der Doktorwürde

der hohen philosophischen Fakultät (Sektion II)

der Königl. Bayer. Ludwig-Maximilians-Universität zu München

eingereicht von

Otto Schubert

aus Rosefeld (Anhalt)

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Mit 22 Textfiguren

Jena

Gustav Fischer

1913

Sonderabdruck aus dem Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten. II. Abteilung. Herausgegeben von Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. O. Uhlworm in Berlin, Verlag von Gustav Fischer in Jena. 38. Band. 1913. Nr. 13/18.

Meinem Vater!

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41548303_0050

A. Stecklingsbildung.

Es ist eine bekannte Erscheinung, daß abgetrennte Glieder einer Pflanze vielfach die Fähigkeit haben, Sprosse und Wurzeln zu bilden. Dies Vermögen wird seit alters von den Gärtnern zur vegetativen Vermehrung bestimmter Pflanzen benutzt. Die Praktiker haben sich damit begnügt festzustellen, welche Pflanzen sich auf diesem vegetativen Wege vermehren lassen. Aufgabe der Wissenschaft aber war es, die ganz verschiedenartige Weise der Neubildungen an diesen Stecklingen zu studieren und die Bedingungen zu dieser „Regeneration" zu erforschen. Während frühere Autoren wie Trécul, van Tieghem und H. Douliot, Mangin, Falkenberg u. a. hauptsächlich ihr Augenmerk richteten auf die Beschreibung der bei der Regeneration in Betracht kommenden Organe und auf deren verschiedene Entwicklungsstadien, haben in neuerer Zeit Forscher wie Klebs und vor allem Goebel die Bedingungen zur Regeneration zu erforschen gesucht, und zwar auf experimentellem Wege. In der vorliegenden Arbeit habe ich es unternommen, von einheitlichem Gesichtspunkte die Stecklingsbildung von oberirdischen Organen der Monokotylen zu betrachten, indem ich — unter Berücksichtigung der bisher gewonnenen Ergebnisse — Stecklinge aus den verschiedensten Höhen der Pflanzen unter geeigneten Bedingungen kultivierte. Mikroskopische Untersuchungen sollten mir dann gleichzeitig Aufschluß geben über die anatomischen Verhältnisse in diesen Organen. An den Stecklingen konnte ich sehr bald herausfinden, daß die Regeneration im wesentlichen nach drei verschiedenen Typen erfolgte. Dabei zeigte sich, daß mitunter die einzelnen Vertreter einer Familie nach verschiedenen Typen regenerierten. Um den sonst unvermeidlichen Wiederholungen zu entgehen, bespreche ich daher die regenerierenden Pflanzen nicht in systematischer Reihenfolge, sondern nach der Art und Weise der Regeneration. Nicht im Rahmen dieser Arbeit lagen die seltenen Fälle, in denen sogar Wurzeln von Monokotylen sich zur Regeneration von Sprossen anschickten; hierüber siehe Beijerinck (1886. p. 24—26). Unter den Monokotylen fand er Wurzelknospen nur bei Scilla Hughii, einigen Dioscoreaceen und einigen Orchidaceen[1]) vor. Auch Goebel (1878. p. 645) beschrieb das Vorkommen von Adventivknospen auf der Wurzelspitze von Anthurium longifolium. Ferner sollen mehrere Arten der Gattungen Alocasia, Colocasia und Xanthosoma an den Enden der Wurzeln kleine knollige Anschwellungen erzeugen, aus denen man neue Pflanzen erzielen könne (nach

[1]) Neottia, Cephalanthera und Listera cordata (nach Irmisch 1853. p. 33 u. a.)

Gartenbaulexikon. p. 869). Indes dürfte es fraglich sein, ob es sich dabei wirklich um Wurzeln handelt. Nach Lindinger (1908. p. 378) ist „künstliche Vermehrung durch Wurzeln und Wurzelstücke" bei den Monokotylen unmöglich. Derselbe gibt jedoch (1909/a, p. 73, Fig. 13) eine Abbildung, wo dies zweifellos gelungen ist. Hier hat eine abgetrennte Wurzel von Dracaena fragrans einen Sproß regeneriert. Es scheinen demnach die mit kambialem Meristem versehenen Wurzeln der Dracaenen eine Ausnahme zu bilden hinsichtlich der Regenerationsunfähigkeit der Monokotylenwurzeln.

Gleichfalls von mir unberücksichtigt blieben die unterirdischen Sproßachsen der Monokotylen[1]). Diese Rhizome sind naturgemäß mit Wurzeln versehen; sie werden aus dem Grunde seit alters zur Vermehrung der Pflanzen durch Teilung benutzt. Diese Methode ist in vielen Fällen so vorteilhaft, daß in der Praxis nur sie Verwendung findet, obwohl auch oberirdische Teile der betreffenden Pflanze zur Stecklingsbildung und damit zur Vermehrung sehr wohl brauchbar sind. Nur vergleichsweise habe ich einige Rhizome zu meinen Untersuchungen herangezogen. — Auch die Stockausschläge zu ebener Erde blieben hier unberücksichtigt.

Nach der Art und Weise, in der meine Stecklinge regenerierten, stelle ich folgende drei Typen auf: Die Bewurzelung geschieht

I. an der Sproßachse selbst,
II. an der Basis der austreibenden Seitenknospen,
III. an Blättern.

Es ist ein Kennzeichen der Monokotylen, daß die Primärwurzel meist verhältnismäßig früh abstirbt und daß sogenannte Adventivwurzeln aus dem Stamm hervordringen, welche die Ernährung der Pflanze übernehmen. Da auch diese kurzlebig sind, so werden sie immer wieder durch neue ersetzt. Aus dem Grunde weist die Sproßachse der Monokotylen so zahlreiche „stammbürtige" Wurzeln auf. Diese „Adventivwurzeln" gehen — wie allgemein angegeben wird — aus dem Gewebe des Pericykels hervor. Und doch enthält der Satz in dieser Fassung zwei Ungenauigkeiten. Denn nicht alle sproßbürtigen Wurzeln entstehen im Pericykel; ist doch sogar dessen Anwesenheit in manchen oberirdischen Stengeln der Monokotylen nicht festzustellen (Fischer 1900 und Schoute 1902/b, p. 105). Deshalb muß ich zunächst auf den Pericykel, seine Entstehung und sein Wesen zu sprechen kommen; sodann soll der Begriff „adventiv" erörtert werden, da dieser keineswegs einheitlich gebraucht wird.

Nimmt man einen Sproß der in allen Gewächshäusern fast als Unkraut verbreiteten Tradescantia fluminensis (in der gärtnerischen Nomenklatur meist als Tradescantia viridis oder Tr. zebrina bezeichnet) und pflanzt ihn in Erde, so wird man bereits nach einigen Tagen rings aus seinen unteren Knoten Wurzeln hervorsprießen sehen. Geht man der Ursache dieser überaus schnellen Wurzelbildung nach, indem man Querschnitte durch irgend einen Knoten dieser Pflanzenart macht, so findet man in jedem Knoten eine Anzahl Wurzeln an der Peripherie des Zentralzylinders, also im Pericykel, angelegt. Diese „latenten" Wurzeln finden sich schon in den jüngsten Knoten vor. Entfernt man nun die Wurzeln eines älteren Knotens, nachdem auch alle latenten ausgetrieben waren, und pflanzt den Steckling so ein, daß nur der eine, seiner Wurzel beraubte Knoten in die Erde kommt, so ist er zumeist nicht mehr imstande neue Wurzeln hervorzubringen. Wir müssen

[1]) Näh. hierüb. i. d. vorzügl. Werke Raunkiärs: Danske Blomsterplanters.

daraus schließen, daß die Zellen des Pericykels bereits ihren meristematischen Zustand eingebüßt und damit die Fähigkeit zu regenerieren verloren hatten.

Wie van Tieghem und H. Douliot (1888) in umfangreichen Untersuchungen gezeigt haben, ist bei den Monokotylen der Pericykel[1]) das Bildungsgewebe für die sproßbürtigen Wurzeln. Was ist nun dieser **Pericykel** seiner Entstehung[2]) nach, wann und wie findet hier die Wurzelbildung statt?

Es ist ein weiteres Merkmal der Monokotylen, daß sie eines echten Cambiums und damit eines sekundären Dickenwachstums ermangeln, wenn wir von den wenigen, mit einem sekundären Stammeristem versehenen baumförmigen Liliifloren absehen. Die Struktur der endgültigen Sproßachse wird dort bereits von der Knospe festgelegt. Dies gilt auch für die starken Stämme der Palmen, welche im ganzen Stamme keinen sekundär gebildeten Cambiumzylinder aufweisen. Unmittelbar unter dem Vegetationskegel sondert sich das Meristem in Rinde und Zentralzylinder. Zunächst finden noch dicht unter dem Vegetationspunkt in allen Zellschichten Teilungen statt; sehr bald aber erlöschen diese in der Mitte, und es schreitet im Zentralzylinder die Differenzierung der Zellen in zentrifugaler Richtung fort. Die Zone intensiver Zellteilungstätigkeit wird so immer weiter nach außen verschoben und erscheint nun als „Cambiumzylinder". Dieser stellt, wie bereits Karsten (1849. p. 13) und Schacht (1852. p. 270) hervorhoben und Strasburger (1906) an Palmen feststellte, eine „Schicht des primären Meristems dar, welche in kräftiger Tätigkeit so lange ausharrt, bis der volle Durchmesser des Stammscheitels erreicht ist". Auch J. C. Schoute (1903. p. 37[3]) weist hin auf das primäre Dickenwachstum mittels eines solchen „Cambiums in der Spitze" als bei den Monokotylen sehr verbreitet. So kommt es, daß in gewisser geringer Entfernung vom Vegetationspunkt die äußersten Schichten des Zentralzylinders noch teilungsfähige Zellen aufweisen, wenn seine inneren Partien bereits deutlich differenziert sind. Diese Zone nun, die in solch undifferenziertem Zustande häufig nicht kenntlich[4]) ist, wird als Pericykel bezeichnet. Bald büßen aber auch seine Zellen ihren meristematischen Charakter ein; ja sie differenzieren sich oft so stark, daß sie schließlich als fester Sklerenchymmantel den Zentralzylinder umgeben. Zuvor aber werden noch bei einer großen Anzahl von Monokotylen in seiner äußersten Schicht Wurzeln gebildet, die freilich oft latent bleiben. Diese sind somit aus einem Komplex primären Meristems hervorgegangen, der den letzten Rest des Vegetationspunktes darstellt. Alle so in dessen unmittelbarer Nähe gebildeten, oftmals

[1]) Diese Bildungsweise im Pericykel der Sproßachse, wenn sie auch für weitaus die Mehrzahl der Monokotylenwurzeln zutrifft, gilt doch nur für die in einem „mittleren Alter der Pflanzenorgane" entstehenden Wurzeln; sowohl die in sehr jungen Geweben entstehenden Beiwurzeln als auch die auf älteren Organen auftretenden Wurzeln werden anders gebildet; erstere sind, z. B. bei Neottia, exogen.

[2]) Van Tieghem (1886. p. 151) spricht sich zwar anfänglich gegen eine entwicklungsgeschichtliche Betrachtung des Pericykels aus; er unterscheidet das Gewebe nur nach seinem Ort im fertigen Zustande. Der Pericykel ist danach das außerhalb der Gefäßbündel gelegene, peripherische Grundgewebe des Zentralzylinders.

[3]) Vgl. ebenso: Schoute. 1902/a., p. 58 u. 1903. p. 34.

[4]) Ist der Pericykel als solcher nicht zu erkennen, befinden sich aber Wurzeln an der Sproßachse, so ist seine Lage doch leicht festzustellen, da aus ihm die Wurzeln hervorgehen; hierauf weist bereits Falkenberg (1876. p. 104 u. 132) und vor allem Mangin (1882. p. 257—258) hin, der den Pericykel als „couche dictyogène" bezeichnet. — Umschlossen wird der Pericykel von der Endodermis, der innersten Rindenschicht, die oft als Stärkescheide fungiert und besonders in den Reservestoffe speichernden Rhizomen gut ausgebildet ist.

latent bleibenden Wurzeln sind also primären Ursprungs und werden von van Tieghem (1888. p. 3) als „normal" entstanden unterschieden gegenüber den „adventiven" Wurzeln. Van Tieghem und H. Douliot trennen nämlich diese Organe in „membres endogènes précoces, normaux, d'origine primaire" und in „membres endogènes tardifs, adventifs, d'origine secondaire".

Letztere entstehen stets nach Bildung der sekundären Gewebe, zumeist aus sekundärem Meristem und an Stellen, die gewöhnlich nicht im voraus bestimmt sind. Van Tieghem faßt also den Begriff der „Adventivwurzel" etwas enger, als er gewöhnlich gebraucht wird. Denn vielfach werden darunter alle Wurzeln verstanden, die nicht Hauptwurzel oder von dieser ausgehende Seitenwurzeln sind. Eingeführt wurde der Begriff **„adventiv"** von Du Petit-Thouars i. J. 1809. Man verstand darunter insgesamt alle Ausnahmen von der normalen Sproß- und Wurzelbildung, also Gebilde, die nicht in normaler Weise, sondern ordnungslos an zufälligen Orten, älteren wie jüngeren auftreten (De Bary 1877. p. 327[1]). — Auch Strasburger (Lehrb., XI. Aufl., p. 17) bezeichnet Sproßanlagen als „normale", wenn sie an vorbestimmten Stellen noch jugendlicher Pflanzenteile entstehen, und demgegenüber als „adventive", wenn sie beliebige Stellen, sowohl jüngeren als auch älteren Pflanzenteilen entspringen. Im Gegensatz zu van Tieghem (1888. p. 3) sind für ihn hierin genetische Gesichtspunkte nicht maßgebend, es kommt ihm nur auf den Ort der Entstehung an; er sagt: Wie die „normalen" Sprosse werden auch „die Vegetationspunkte der »Adventivsprosse« meist aus embryonaler Substanz erzeugt, die in älteren Teilen der Pflanze als solche fortbestand und vermehrt wurde; sie können aber auch aus älteren Geweben hervorgehen, dank deren Fähigkeit, in dem embryonalen Zustand zurückzukehren und neue Vegetationspunkte zu erzeugen." Es werden somit nun aber Organe von ganz verschiedener Abstammung unter die Bezeichnung „adventiv" zusammengefaßt, sowohl Organe, die aus embryonalen Geweben entstehen, als auch solche aus bereits in Dauerzustand übergegangenem Zellmaterial, das erst umdifferenziert werden mußte. Deshalb ist der Ausdruck „adventiv", im weiteren Sinne gebraucht, nichts als eine „für manche Zwecke bequeme Sammelbezeichnung"[2] (Goebel 1908/a., p. 140) und nur die letztgenannten, aus Dauergewebe hervorgegangenen Organe verdienen als „hinzugekommene", als adventive bezeichnet zu werden (Ders. 1898. p. 36). Auch Strasburger räumt dies ein (Lehrb., XI. Aufl., p. 17; auch p. 19): „Adventiv dürfen im strengen Sinne des Wortes nur solche Knospen heißen, die aus älteren, beliebigen Stellen des Pflanzenkörpers, die in erneute Tätigkeit treten, erzeugt werden." Eine ähnliche Ansicht wie van Tieghem und Goebel vertritt Sachs (Lehrb., IV. Aufl.). Auch er sieht Sprossungen als adventiv an, wenn der neue Vegetationspunkt sich aus einem Dauergewebe und nicht aus einem anderen Vegetationspunkt entwickelt. Hansen (1881. p. 194) sucht eine Definition für adventiv zu finden, muß aber zugeben, daß „noch keine entscheidende Definition des Begriffes adventiv gegeben werden kann". Auch er verlangt als zum Begriff des Adventiven gehörig, daß ein adventives Glied nicht direkt aus einem Meristem gebildet ist, sondern aus Dauergewebe bzw. aus einem daraus hervorgegangenen Callus. Seine Erklärung schließt sich damit ganz den vorigen an: „Sprossungen, die sich aus irgendeinem Vegetationspunkte entwickeln,

[1]) Ebenso Wiesner (II). p. 32; Velenovsky (II). p. 375 u. 696.
[2]) In demselben Sinne äußert sich Riehm (1905. p. 284.)

sind normale; sie lassen sich alle als direkte Deszendenz des embryonalen Anfangsgewebes der Pflanze auffassen. Gelegentlich aber können im Dauergewebe selbst (unmittelbar oder mittelbar — durch Callus —) neue Vegetationspunkte entstehen. Diese sind dann adventive" (p. 194). F. Wettstein (1906. p. 11) endlich rät — wie Goebel —, den Ausdruck „Adventiv"-wurzel überhaupt fallen zu lassen oder ihn nur anzuwenden, wenn auf die genetischen Beziehungen aufmerksam gemacht werden soll. Er würde sie „Sproßwurzeln" nennen, schlägt aber im Interesse der Einheitlichkeit der Bezeichnung den schon von Reinke u. a. gebrauchten Ausdruck „Beiwurzeln" vor.

Als Ersatz für den nicht einheitlich gebrauchten Begriff „Adventivbildung" wendet Goebel[1]) den Ausdruck Regenerat, bzw. Regeneration an, und zwar generell für alle Ersatzbildungen, auch für das Auswachsen latenter Anlagen[2]). Andere bezeichnen das letztere als Reproduktion. So sagt Winkler (1903. p. 104): „Von regenerativer Sproßentwicklung können wir nur dann reden, wenn infolge der Isolierung Zellen, die im normalen Verlaufe der Entwicklung niemals zu Sproßanlagen geworden wären, sich zu solchen umgestalten". „Sind die auf Blättern entspringenden Knospen nur meristematisch gebliebene Reste aus dem embryonalen Zustande des Blattes, so können wir nicht von Regeneration reden. Handelt es sich dagegen um nachträgliche Neuentstehung, so ist das ein regenerativer Vorgang, auch wenn er sich in der normalen Entwicklung noch so oft und sicher wiederholt". — Adventivbildung und Regeneration, beide Begriffe im engeren Sinne gebraucht, sind also identisch.

Der Auffassung Wettsteins schließe ich mich nun an und unterscheide weiter die Bildung der Beiwurzeln im Sinne van Tieghems. Demnach gliedern sich meine Stecklingsversuche, bei denen I. **Bewurzelung der Sproßachse selbst** eintritt, hinsichtlich der Art und Weise der Abstammung der Beiwurzeln, sowie nach dem Ort ihrer Entstehung, in folgende zwei Hauptgruppen:

1. Stecklinge mit adventiven Wurzeln, die regeneriert worden sind aus sekundärem Meristem, das aus bereits differenziert gewesenem Gewebe hervorging;

2. Stecklinge mit normalen Beiwurzeln, die aus primärem Gewebe entstanden; Wurzeln an der intakten Pflanze oft latent bleibend oder erst später nach Bedarf aus dem alten Stengel hervorbrechend.

I. Punkt.

1. Echte adventive Wurzeln, aus sekundärem Gewebe hervorgegangen, können aus einem bereits vorhandenen Sekundärmeristem gebildet worden sein, z. B.

a) aus dem Cambium der mit sekundärem Dickenwachstum begabten baumförmigen Liliifloren;

b) aus Dauergewebe von Palmen und Schraubenbäumen, das lokal wieder in Zellteilungstätigkeit getreten war.

Oder die adventiven Wurzeln gehen nachträglich, bei Bedarf, direkt aus Parenchymzellen hervor, z. B.

c) aus den Zellen der Gefäßbündelscheide an der Internodienbasis mancher Commelinaceen.

[1]) 1908/a., p. 137; ebenso Klebs (1903. p. 96).
[2]) Goebel 1908/a., p. 141 u. 163.

Kapitel 1.

1. a) Adventivwurzeln, aus dem Cambium gebildet.

Die bekannteste Gruppe unter den Monokotylen, die sich durch ein sekundäres Dickenwachstum ihrer vegetativen Sproßachse auszeichnet, wird von den baumförmigen Vertretern der Liliifloren gebildet. Das Dickenwachstum wird hier hervorgerufen durch eine meristematische „cambiale Zone", welche in Form eines Kegel- bzw. Zylindermantels das unter der Rinde befindliche Gewebe an der ganzen Pflanze, vom Vegetationspunkt bis zur Stammbasis, umhüllt. Wie Lindinger (1909. p. 219 u. 249)[1]) gezeigt hat, setzt sich das „Primärmeristem" in allen Liliiflorenstämmen mit Zuwachsvermögen ohne Unterbrechung in das Sekundärmeristem fort. Obwohl die Zellen dieses Meristems die lange und zugespitzte Gestalt gewöhnlicher dikotyler Cambiumzellen nicht aufweisen, kann dies Gewebe doch als Cambium angesehen werden. Diese auch von Strasburger vertretene Ansicht wird nicht geteilt von Gravis (1898. p. 124), der diese Schicht als „Perimeristem" bezeichnet, da sie sich ganz außerhalb der Gefäßbündel bildet, und zunächst nur Grundgewebe erzeugt, gerade so wie das Primärmeristem. — Der Cambiumring entstand also hier außerhalb der primären, im Zentralzylinder zerstreuten Gefäßbündel, in der anschließenden primären Rinde; er ist daher ein Folgemeristem.

Es war infolge der Anwesenheit der embryonalen Cambiumzellen zu erwarten, daß abgeschnittene Sprosse dieser baumförmigen Liliaceen Wurzeln regenerieren können, daß diese Arten sich somit durch Stecklinge vermehren lassen würden. In der Praxis wird tatsächlich dies Verfahren auch vielfach zur vegetativen Vermehrung dieser Pflanzen benutzt. Es fehlt auch nicht an Angaben, nach denen die Wurzeln aus dem Cambium hervorgehen sollen. Zur genaueren Nachprüfung dieser Frage zog ich verschiedene Gattungen der Liliifloren in meine Untersuchungen.

Die Monokotylen haben bekanntlich kein dauerndes Wurzelsystem, weil ihre Wurzeln sich nicht sekundär verdicken können, mit einziger Ausnahme der Gattung Dracaena[2]). Bei den baumförmigen Liliifloren tritt eine Lokalisation der Adventivwurzeln auf die Stammbasis ein; hier werden aus dem Sekundärmeristem alle neuen Wurzeln gebildet; die oberen Partien des Stammes sind normal frei von Wurzeln, im Gegensatz zu manchen baumartigen Monokotylen, z. B. Pandanus, Vellozia, Prionium. Indes finden sich Angaben, daß bisweilen Äste der Baumkrone mit längeren Adventivwurzeln versehen sind; solches wird z. B. über Dracaena Draco von Lindinger berichtet (1908. p. 314; 1911. p. 24, 36, 89 u. Fig. 8). Es ist diesem Beobachter aufgefallen, daß das Auftreten solcher Luftwurzeln stets im Zusammenhange mit Wundstellen des Stammes zu stehen scheine. Durch Ankerben eines Zweiges auf der Unterseite kann man experimentell Wurzelbildung über der Wunde hervorrufen (Ders. 1911. p. 89). Diese Methode eignet sich nach Lindinger vorzüglich zur Stecklingsvermehrung, da selbst große Äste sich leicht bewurzeln (ebenda p. 88).

Ein großer, 20 Meter hoher Drachenbaum findet sich auch in den „Berichten d. Deutsch. Dendrolog. Gesellschaft" 1911 auf p. 281 abgebildet[3]). Deutlich sind die aus der Laubkrone herabhängenden Luftwurzeln erkennbar.

---

[1]) Vgl. auch Carano. 1910. p. 1 ff.
[2]) Vgl. z. B.: Lindinger. 1909/a., p. 59.
[3]) Vgl. auch Abb. 54, p. 242 in: Das Leben der Pflanze, VI. Bd., Kosmos-Verlag.

Sie entspringen nach dem Berichte Burchards (p. 283) an den Verzweigungsstellen der Äste, scheinbar zwecklos, da sie keine Feuchtigkeit aus der meist sehr trockenen Luft der Kanarischen Inseln aufnehmen. Nach Burchard sind sie von Vorteil für den Drachenbaum, der dort an senkrechten Wänden der Schluchten und Steilklippen des Meeres massenhaft wächst, wo die kronenbürtigen Adventivwurzeln in die humosen Felsspalten eindringen. — Erwähnt sei noch die Abbildung eines Drachenbaums „mit seinen aus dem Geäste niederhängenden Luftwurzeln" (in Chun, Aus den Tiefen des Weltmeeres. 1900. p. 54).

Meine eigenen Untersuchungen bei der Gattung Dracaena erstreckten sich auf die Arten Dracaena Draco, D. fragrans Gawl. (= Aletris fr. L.), D. gracilis, D. arborea Lk., D. godseffiana, D. Sanderiana.

Bei Dracaena Draco konnte ich nach Ringelung des ganzen vertikalen Stammes, d. h. nach Wegnahme der Rinde bis auf das Cambium, die Bildung zahlreicher Wurzeln rings über der Wunde feststellen. Auf Verletzung ihres Stammes reagiert diese monokotyle Gattung durch Bildung von Adventivwurzeln über der Wunde und durch Austreiben latenter Achselknospen unterhalb dieser, eine Erscheinung der Polarität, die besonders an Dikotylen eingehend beschrieben worden ist. Benutzte ich die ausgetriebenen Seitensprosse, so bewurzelten sie sich, wenn auch erst nach geraumer Zeit.

Sehr verbreitet ist ein Verfahren, zu hoch gewordene Pflanzen von Dracaena, Cordyline und Yucca zu „verjüngen". Man kerbt die Sproßachse unterhalb der Blattkrone an und hält die Partie darüber durch Umgeben eines Behälters mit Erde oder Torfmoos feucht; sehr bald bilden sich hierin Wurzeln. Aber auch durch einfaches Abschneiden und Einpflanzen einer Blattkrone lassen sich die genannten Pflanzen vermehren. So pflanzte ich solche Kopfstecklinge von Dracaena fragrans in den Sand eines feuchtwarmen Kastens (Schwitzkastens). Es war nach 3 Wochen an der Basis der Stecklinge ein dichter Kranz ziemlich starker, untereinander gleich großer[1]) Wurzeln regeneriert worden; sie durchbrachen die Rinde, ohne daß bisher die Wunde an der Stammbasis von einem Calluswulst geschlossen worden wäre. Diese Wurzeln saßen alle in einer Ebene unmittelbar nebeneinander, ohne eine nennenswerte Lücke zwischen sich zu lassen. Gebildet waren sie im Cambium, nachdem sich dessen Zellen lebhaft geteilt hatten. Sie entstanden aus den ersten intakten Zellen unmittelbar über der Schnittfläche, ohne Beziehung zu Knoten oder Internodien, die sich hier anatomisch nicht unterscheiden.

Sodann trennte ich von einem Steckling diesen mit Wurzeln versehenen Teil des Stammes ab, und benutzte das übrige Kopfstück von neuem als Steckling, während der 3 cm hohe, mit zahlreichen Wurzeln versehene Stammrest eingepflanzt wurde. An diesem Stumpfe bildete sich auf der unteren Schnittfläche, dem Cambium vorgelagert, ein schwacher Callusring, der nach 2 Monaten einen Sproß regenerierte. Zu dieser ganz ungewöhnlichen Sproßbildung aus dem Callus am basalen Ende war die Pflanze gezwungen, da normale Seitenknospen beschädigt bzw. weggeschnitten waren, und ein

[1]) Später, als die Pflanzen erstarkt waren, trieben sie aus der Stammbasis noch eine oder mehrere Wurzeln, die nunmehr — entsprechend dem kräftigeren Wuchs der Pflanze — gleich von Anfang an sehr dick angelegt wurden, so daß dann die dünnsten von den stammbürtigen Wurzeln die ältesten sind (vgl. auch Lindinger 1908. p. 284, 285; auch 1909/a, p. 61).

apikaler Callus in der relativ trockenen Luft sich nicht hatte bilden können. Schon Tittmann (1895. p. 193) hatte unter den gleichen Bedingungen beobachtet, daß sich aus dem basalen Callus aufrechtstehender Populus-Stecklinge Sprosse bilden, wenn dem Steckling alle seitlichen Organe, sowie der apikale Callus fehlen. Auch Simon (1908/a, p. 435) konnte feststellen, daß nur die sproßlosen Populus-Stecklinge am basalen Callus Triebe hervorbringen[1]). — Das einzige embryonale Gewebe an der Außenfläche der Pflanze, das zunächst für die Regeneration in Betracht kam, war ja nur im basalen Callus vorhanden. Wir wissen durch Goebel, daß embryonales Gewebe als Anziehungszentrum der verschiedenen Baumaterialien fungiert. Nun ist das aus dem Cambium hervorgegangene, embryonale Callusgewebe der Schnittfläche in lebhaftes Wachstum eingetreten und hat so als Anziehungspunkt für die Nährstoffe gewirkt; so hat sich hier Baumaterial angesammelt, welches dann als Ausgangspunkt von Neubildungen dient. Bietet sich dagegen unmittelbar an der Schnittfläche eines sproßlosen Stammstückes „kein geeigneter Ort, so sucht die embryonale Substanz, das Cambium, sich einen anderen Weg und einen anderen Ort für die Neubildung" (s. Doposcheg. 1911. p. 45). Dieser bietet sich, je nachdem die Überführung der Dauerzellen in das embryonale Stadium sich vollziehen kann. Letzteres trifft für die weiter unten (p. 13 ff.) beschriebene Regeneration von Adventivsprossen bei Aloë plicatilis, und für die Adventivwurzeln an den Internodienbasen gewisser Commelinaceen zu.

Der Kopfsteckling von Dracaena fragrans, der zum erstenmale seiner Wurzeln beraubt war, regenerierte bald wieder an seiner Schnittfläche einen neuen Wurzelkranz, in gleicher Weise wie zuvor; nur trat dies jetzt schon nach 14 Tagen ein. Es waren an dieser Stelle vorher weder Wurzeln angelegt, noch wies der Sproß bei mikroskopischer Prüfung hier schon abnorme Zellteilungen auf. Jedenfalls war aber die Stammbasis durch die einmalige Wurzelbildung „induziert" worden, indem etwa wurzelbildende Baustoffe in großer Menge an der unteren Partie angesammelt, und die reizleitenden Organe schon auf Wurzelbildung „eingestellt" waren. Zum zweitenmal entfernte ich den Wurzelkranz mit dem zugehörenden Stammstück und schnitt jetzt den Kopfsteckling an seiner Basis treppenförmig zu, derart, daß ein Teil der horizontalen Schnittfläche durch den Knoten ging, während durch eine zweite Schnittebene ein Teil der Sproßachse unterhalb eines Knotens zur Basis wurde; eine dritte Teil-Schnittebene wurde noch höher, etwas über dem Knoten angebracht. Der Erfolg war, daß sich wiederum — schon nach 9 Tagen — Wurzeln bildeten, und stets nur an der Basis der betreffenden Etage aus den jeweils untersten, intakt gebliebenen Cambiumzellen, so daß ich drei Wurzelkranzteile in verschiedener Höhe erhielt. Niemals aber durchbrach eine Wurzel an einer höher gelegenen Stelle — etwa seitwärts neben einer höheren Etage — die Rinde. Da die Wurzeln stets unmittelbar über der Schnittfläche schräg nach außen traten, so ist ferner ersichtlich, daß hier der Knoten, bzw. die Blattansatzstelle für die Wurzelbildung keine Bedeutung hat.

Ganz anders verhielt sich ein Steckling von Dracaena gracilis, welcher mit seiner unteren Stammhälfte senkrecht in ein Wassergefäß gesteckt war, das allseitig verdunkelt wurde. Hier bildete sich an der Schnittfläche kein Wurzelkranz aus, sondern einzelne Wurzeln entsprangen dem

[1]) Vgl. hierzu ebenso Goebel. 1908/a. Fig. 122.

Steckling zerstreut an verschiedenen Stellen auf seiner ganzen Länge, soweit er sich im Wasser befand.

Bekanntlich bewurzeln sich nicht nur Kopfstecklinge und Seitentriebe von Dracaena, sondern auch kürzere oder längere Teile des blattlosen Stammes. Es wurden von mir solche walzenförmige Stammstücke einer Dracaena gracilis von etwa 30 cm Länge in horizontaler Lage in den Sand eines Warmbeetes flach vergraben. Bald schwollen die latenten Achselknospen in großer Zahl an, jedoch kam nur eine Knospe am apikalen Pol zum Austreiben, da sie durch die apikalwärts strömenden sproßbildenden Baustoffe am meisten begünstigt war. Als die Kräftigste konnte sie bald ihre Konkurrenten unterdrücken. Hingegen bildeten sich einige Wurzeln am basalen Pol, wo sie zumeist auf der Unterseite die Rinde durchbrachen. Außerdem entstanden an beliebigen Teilen der Sproßachsenoberfläche, oberseits und unterseits, an Knoten und Internodien, Aufwölbungen, welche Anlagen von Adventivwurzeln bargen. Diese Wurzeln hier kamen jedoch nicht zur Entwicklung, vermutlich, weil die Wurzeln am basalen Pole bereits die Oberhand gewonnen hatten und nun hemmend auf das Wachstum jener apikalwärts entstehenden einwirkten (vgl. hierzu ähnliche Resultate an Efeusteckлingen von Bruhn, 1910. p. 107; Fig. 2). Am basalen Pole eines horizontalen Stecklings von Dracaena gracilis trieb auch auf der Oberseite[1]) ein Sproß aus; es verhielt sich also an der horizontal gebetteten Sproßachse die obere Längshälfte am basalen Pol wie ein apikaler Pol. Diese Erscheinung bildet hierin gewissermaßen ein Gegenstück zu dem horizontalen Steckling von Cordyline, den Goebel in seiner Experimentellen Morphologie (p. 228, Fig. 118) beschreibt und abbildet. Nur sind hier an beiden Polen unterseits Wurzeln angelegt, und es ist nur ein Sproß, am apikalen Pol, vorhanden.

An diesen horizontalen Stecklingen war an beiden Schnittflächen ein Callusring gebildet, sowohl über der cambialen Zone, wie über den parenchymatischen Markzellen. Und doch gingen aus dem Callus keine Adventivbildungen hervor; die Sprosse entstanden aus den bereits latent vorhandenen Blattachselknospen und die Wurzeln waren endogen aus dem Cambium gebildet worden.

An einem kurzen Kopfsteckling von Dracaena arborea[2]) war noch kein Sekundärmeristem vorhanden, da dieses ja bei den Dracaenen erst in größerer Entfernung, etwa 40 cm unter dem Vegetationspunkt, in Tätigkeit tritt. Hier waren noch die letzten Zellen des Vegetationskegels in Teilung; so kommt es, daß auch bei den baumförmigen Liliifloren die Wurzeln aus dem Pericykel hervorgehen, solange ein Cambium noch nicht tätig ist. Die Pflanze fragt demnach nicht nach der Abstammung des Gewebes, sondern nach seiner Fähigkeit.

Nicht anders als die baumartigen Dracaenen regenerieren die mehr strauchigen Vertreter dieser Gattung, z. B. Dracaena godseffiana[3]) und D. Sanderiana. Es bilden sich an den beblätterten Stecklingen auf der ganzen Länge des Sprosses im Sande an beliebigen Stellen Aufwölbungen der Rinde, die den darunter liegenden Callus kennzeichnen. In dessen

[1]) Vgl. hierzu Vöchting. 1878. p. 228.

[2]) Eine Abb. dieser seltenen Art findet sich in der Gartenflora, Jg. 46. 1897. p. 226.

[3]) Die austreibenden Axillarknospen entstehen nicht endogen, wie Velenovsky (1907. p. 587) angibt, sondern in normaler Weise exogen; sie werden nur nachträglich überwallt.

Wundholz erst entwickeln sich Wurzeln. Die starke Callusbildung fällt besonders bei Dracaena godseffiana deshalb auf, weil das Cambium in der dünnen Sproßachse wenig Zuwachs bildet. — Auch bei diesen dünnstengeligen Arten regenerieren die blattlosen Teile des Stammes Wurzeln und Sprosse.

Das über Dracaena gesagte Verhalten hinsichtlich der Stecklingsbildung trifft im wesentlichen auch für die Gattungen Cordyline und Yucca zu. Beide lassen sich leicht durch Stecklinge vermehren, bzw. „verjüngen". An alten Stämmen kann man bisweilen Wurzelbildung über Verletzungen beobachten (vgl. Goebel 1908a. Fig. 79). Auch die mit Cambium ausgerüsteten, hochstämmigen Agavearten bilden in gleicher Weise über Verletzungen des Stammes Wurzeln. Solches sah ich am Stamme einer Agave attenuata, welche unterhalb der Blattrosette in Meterhöhe mehrere Wurzeln oberhalb einer Wunde aufwies. Die Wurzeln entstanden im Callus, der infolge der Verwundung aus dem Cambium hervorging. Es ist hier wie bei allen oben beschriebenen Verletzungen jedenfalls die Unterbrechung der Leitungsbahnen oder des Cambiums, welche oberhalb der Wunde durch Anhäufung von abwärts strömenden, wurzelbildenden Baustoffen die (hier ganz überflüssigen) Wurzeln entstehen läßt.

Eingehender untersuchte ich die Gattung Aloë. Mangin (1882. p. 334 u. 351) hatte angegeben, daß das Sekundärmeristem von Aloë frühzeitig seine Tätigkeit einstelle, und daß es aus dem Pericykel (couche dictyogène) hervorgehe. Indes fand ich bei allen[1]) von mir untersuchten Aloëarten in allen Teilen des Stammes ein tätiges Cambium, welches an Stecklingen stets die Wurzeln hervorbrachte.

Zunächst schnitt ich von einem alten, reich verzweigten, über 2 m hohen Exemplare einer Aloë plicatilis Sprosse und behandelte diese als Stecklinge. Nach geraumer Zeit trat an ihrer Basis, und zwar auf der Schnittfläche selbst, über dem Cambium, eine kleine Hervorwölbung als Callusring auf, aus dem bald ein ganzer Wurzelkranz hervorsproß. Im Gegensatz zu den meisten anderen Stecklingen entwickelten sich hier bei Aloë plicatilis die Wurzeln auf der Schnittfläche selbst infolge der Anwesenheit des Callusringes und wohl infolge der schwer zu durchbrechenden dicken Rinde. Wird außen kein merklicher Callusring gebildet, so entstehen im Innern des Stecklings im Cambium infolge lebhafter Zellteilung Wucherungen, welche den Bildungsherd der Wurzelvegetationspunkte darstellen. So waren an einem Stecklinge zehn untereinander gleich große, fleischige Wurzeln gebildet, die auch später im Wachstum miteinander Schritt hielten. Auffallend war es, daß hierbei die der Pflanze eigentümliche zweizeilige Blattstellung eine Rolle zu spielen schien. Auf jeder Hälfte unterhalb der Blätter beobachtete ich mehrfach fünf Wurzeln, so daß eine Lücke beide Halbkreise voneinander trennte. Daß die Wurzeln aber nicht schon im Vegetationspunkt angelegt sind und nur latent waren, ersah ich aus den zahlreich untersuchten mikroskopischen Schnitten durch frisch abgeschnittene Sproßachsen, in denen sich nie eine Wurzelanlage zeigte. Niemals überhaupt war in einer mit Cambium versehenen Sproßachse irgendeiner baumförmigen Liliiflore normalerweise eine Wurzel latent angelegt.

Stecklinge von Aloë arborescens bewurzelten sich bald. Sie bildeten jedoch auf der Schnittfläche keinen Callus; und da ihre Rinde nicht

[1]) Lediglich die Sproßachsen von Aloë ciliaris ermangeln zumeist eines Cambiums und damit des sekundären Dickenwachstums. (Näher. p. 14 ff.)

so dick war, wie die der Aloë plicatilis, so durchbrachen die Wurzeln stets seitwärts die Rinde. Sie waren auch nicht alle horizontal in einer Ebene angeordnet, sondern saßen z. T. übereinander. Bei Aloë arborescens bewurzelten sich nicht nur die in Sand gesteckten Triebe, sondern dank seiner Wasserspeicherorgane trieb auch ein abgeschnittener, in der Luft schwebender, noch an einem Stab angebundener Sproß, der während der Sommerhitze im Freien gelassen war, an seiner unteren Partie in freier Luft mehrere Wurzeln. Diese hatten die Rinde des Sprosses seitlich durchbohrt und waren gegen Dürre durch eine starke Korkhülle geschützt. In Sand gesteckt, wuchsen sie zusehends und erreichten nach einigen Tagen bereits mehrere Zentimeter Länge. Während sonst die Feuchtigkeit des umgebenden Mediums in günstigen Fällen zur Wurzelbildung anregen kann, ist hier dank des Wasserreichtums des sukkulenten Sprosses und infolge der Anhäufung der nicht ableitbaren Baustoffe die Wurzelbildung hervorgerufen worden.

Alte Pflanzen von Aloë plicatilis und Aloë succotrina im Münchener botanischen Garten, sowie alte Pflanzen von Aloë arborescens wiesen in gar nicht seltenen Fällen in einer Höhe von 2 m Luftwurzeln auf. Indessen wurden diese selten länger als 10 cm; zumeist entsprangen sie an der Biegung eines Astes, auf dessen unterer und oftmals zugleich konvexer Seite. Fast niemals war an dieser Stelle eine Verletzung zu erkennen, welche die Veranlassung zur Wurzelbildung hätte sein können. In der Literatur fand ich keine Anhaltspunkte, ob am natürlichen Standorte dieser Aloëarten in der südafrikanischen Steppe Wurzelbildung in der Blattkrone eintritt. Nur von Dracaena Draco erwähnt Lindinger (1911. p. 10) diese Eigentümlichkeit, die er auf Verletzung zurückführt. Bei den Aloë arten sah ich aber nur selten eine Verletzung des Stammes unmittelbar unter der Wurzelbasis. Wohl finden wir bei vielen anderen Monokotylen normal oder spontan „Luftwurzeln“ am Stamme auftreten; doch diese Erscheinung ist nur auf Pflanzen beschränkt, die feuchte Klimate bewohnen, oder deren Sproßteile sich in einem mit Wasserdampf angereicherten Raume befinden. Denn es löst, wie Goebel (1908a, p. 168) hervorhebt, die Steigerung des Wassergehaltes der Zellen nicht nur die Weiterentwicklung latent angelegter Wurzeln aus, sondern begünstigt auch die Hervorbringung neuer Wurzeln, indem jene einen Reiz zur Bildung neuer Anlagen ausübt (vgl. auch Wettstein 1906. p. 15 u. 62). Mit den „Luftwurzeln“ der Hygrophyten können deshalb die Aloë wurzeln in der Blattkrone nicht verglichen werden, ebensowenig wie die vom Drachenbaum beschriebenen[1]), da sie nie zur Erde gelangen, also nie zur Ernährung der Pflanze beitragen können. Vielmehr muß ihre Bildung veranlaßt worden sein durch Störungen in den Leitungsbahnen, indem etwa die gebildeten Baustoffe nur schwer abgeleitet wurden und sich lokal stauten, so besonders an Biegungsstellen oder Gefäßbündelverzweigungen. In der Tat beobachtete ich auch an einer alten Aloë, daß ganze Partien tief innen im Mark mitsamt den Leitbahnen durch Fäulnis zerstört waren. Das machte seinen Einfluß nicht in dem unmittelbar benachbarten Cambium durch Wurzelbildung geltend, sondern erst viel weiter oben an jüngeren Ästen. Aber auch an anscheinend ganz intakten Pflanzen zeigten sich Wurzeln in der Baumkrone. An mehreren ca. 3 m hohen, reich verzweigten Pflanzen von Aloë arborescens im Bonner botanischen Garten sah ich verschiedentlich an kräftigen, horizontalen Ästen

[1]) s. Lindinger 1911. p. 36.

auf deren Unterseite einzelne Wurzeln hervorbrechen, oft an ganz belichteten Stellen. Wurzelbüschel dagegen traten mehr an weniger dem Lichte ausgesetzten Orten im Innern der Baumkrone auf, besonders an der Basis der Seitentriebe. — Die reich beblätterten Pflanzen standen in sehr kleinen Kübeln, die ganz von Wurzeln eingenommen waren und nicht viel Erde mehr aufwiesen. Der Wurzelballen wurde auch ziemlich selten begossen, während die Aloë pflanzen in der Heimat ihre langen Wurzeln bis tief in das Grundwasser hinabsenden. So mögen die trocken gehaltenen, mit geringen anorganischen Baustoffen versehenen Pflanzen in ihrem Wachstum gehemmt worden sein, während sie andererseits mit ihrer reichbeblätterten Baumkrone assimilieren konnten, so daß organische Baustoffe reichlich vorhanden waren. Das Überwiegen der organischen Baustoffe im Stamme über die anorganischen Aschenbestandteile, begünstigt durch das Vorhandensein der wasserreichen Zellen, hat wohl die Wurzelbildung am Stamme veranlaßt, die an sich ganz zwecklos ist, da ja die Wurzeln in der trockenen Luft stets abstarben. Aber man darf diesen Vorgang nicht als zweckmäßig oder unzweckmäßig deuten[1]) wollen, etwa als ob die schlecht mit Nährwasser versorgten Äste sich selbständig machen und mit eigenen Wurzeln ernähren wollten, sondern die Wurzelbildung mußte unter den gegebenen Bedingungen eintreten, weil das Gleichgewicht zwischen den organischen und den anorganischen Baustoffen der Pflanzen gestört war. Die nämlichen Bedingungen treten bei jedem mit Blättern versehenen Steckling ein und rufen an ihm die Wurzelbildung hervor. Daß das Überwiegen der organischen Baustoffe über die nur schwach zugeführten anorganischen Aschenbestandteile die Wurzelbildung an den unverletzten Aloë ästen hervorgerufen hat, dafür sprach noch folgender Versuch: Ich hatte einige Aloëarten (Aloë plicatilis und A. arborescens) auf sich selbst gepfropft, und bald bildeten sich am Pfropfreise Wurzeln, eine Erscheinung, die ich nicht nur bei vielen meiner Monokotylen-Pfropfungen wahrnehmen konnte, sondern die auch häufig bei Dikotylen vorkommt, nämlich, wenn die Verbindung von Pfropfreis und Unterlage gar nicht oder nur mangelhaft hergestellt ist. Diese Aloë-Pfropflinge nun bezogen in der ersten Zeit kein und später auch nur verschwindend wenig Nährwasser von der Unterlage: andererseits konnten die gebildeten Assimilate nicht in die Wurzeln abgeleitet werden, sondern häuften sich an der Basis der Pfropfreiser an: damit waren die Bedingungen zur Wurzelbildung gegeben. Der Wasserreichtum der sukkulenten Pflanze förderte ohnehin noch die zur Wurzelbildung günstigen Momente. Deshalb verhielten sich auch die Pfropfreiser ganz wie Stecklinge und trieben auch wie jene aus dem Cambium Wurzeln.

Die Wurzeln in der Laubkrone der nicht gepfropften Aloëbäume standen auf der Unterseite der meist horizontalen Äste, weil hier die Schwerkraft als weiterer, der Wurzelbildung förderlicher Faktor einwirkte: bisweilen war der Ast auch noch gekrümmt, so daß die Wurzelbildung auf der konvexen Seite weiterhin begünstigt wurde. Die Wurzelbüschel an der Basis der Seitenzweige sprechen dafür, daß die hinabgeleiteten Assimilate sich hier stauten, weil der Anschluß der Leitungsbahnen zum Muttersproß nicht recht funktionierte.

Zur Nachprüfung wurden von mir noch einige Experimente an Aloë plicatilis angestellt: Es wurde der Stamm an einer Biegungsstelle

[1]) Vgl. Goebel 1908/a., p. 178, Anm.

unterseits bis tief in den Zentralzylinder hinein quer eingekerbt. Dies Verfahren, welches bei Dracaena, Cordyline, Yucca, Agave und anderen zumeist den Erfolg hat, daß oberhalb der Schnittfläche Wurzeln hervorgerufen werden, blieb bei Aloë plicatilis erfolglos. — Ein Versuch nach derselben Richtung war die von mir angestellte Ringelung eines Zweiges. Es wurde ein 6 mm breiter Rindenstreifen rings um den Stamm bis auf das Cambium entfernt. Nun verdickte sich zwar die Partie oberhalb der Ringelung, aber Wurzeln waren nach Jahresfrist hier immer noch nicht gebildet.

Verdunkelung, verbunden mit Luftfeuchtigkeit, gibt oft Veranlassung zur Wurzelbildung. Bei derartiger Behandlung treiben nicht nur latente Wurzelanlagen gern aus, sondern es werden auch echte Adventivwurzeln gebildet. In der Praxis ist sogar dies Verfahren, bisweilen noch verbunden mit Ringelung des Stammes, sehr beliebt, um zu hohe Stämme von Dracaena, Cordyline und Yucca zu verjüngen. Ich umgab also einen Aloë zweig mit einem kräftigen Verbande von Torfmoos und hielt diesen stets feucht und dunkel. Dazu wurde auch der Ast unterhalb und oberhalb der Umwicklung angekerbt. Jedoch nach mehr denn 6-monatiger Behandlung hatte die Pflanze noch nicht auf den Einfluß der Feuchtigkeit, bzw. auch auf den der Einschnitte reagiert; es zeigte sich keinerlei Wurzelbildung. — Nun ist freilich das Wesen der Ringelung dikotyler Zweige grundverschieden von dem monokotyler Äste. Denn die Dikotylen führen die Bahnen für ihre Eiweiß leitenden Baustoffe, nämlich Siebröhren und benachbartes Parenchym, in der Rinde, während besagte Leitbahnen in den konzentrischen Gefäßbündeln der Monokotylen im Markparenchym des Zentralzylinders eingebettet sind. Eine Unterbrechung der mit lebendem Inhalt versehenen Leitungsbahnen — die sonst die Wurzelbildung herbeiführt (s. Goebel 1908a, p. 223) — tritt daher bei Aloë nur bei sehr tief gehenden Einschnitten, sowie bei Stecklingsbildung ein. Und in der Tat trieben dann auch die Aloë-Stecklinge und Pfropfreiser an ihrer Basis Wurzeln. Bei Dracaena, Yucca usw., welche nach Ringelung oder Verletzung des Stammes oberhalb der Wunde Wurzeln bilden, ist dieser Vorgang vielleicht allein auf die Verletzung des Cambiums zurückzuführen, welches energischer wuchert, als das der träge reagierenden Aloë plicatilis. Es reißt bei jenen auch ohne Verletzung des Siebteiles die Baustoffe an sich und wird so zum Attraktionsherd für Neubildungen, d. h. in diesem Falle von Wurzeln.

Im Anschluß an die Bildung von Adventivwurzeln bei Aloë plicatilis will ich zwei Fälle beschreiben, in denen ich auch Adventivsprosse aus dem parenchymatischen Dauergewebe zweier Aloëarten hervorrufen konnte. — An einer bewurzelten Stecklingspflanze von Aloë plicatilis wurde der Vegetationskegel zerstört. Nach Vernarbung der Wunde traten aus dem obersten gesunden Gewebe, das etwa 2 cm unter dem Vegetationspunkte lag, an einer Blattansatzstelle rings um die Sproßachse herum sieben Seitenknospen hervor. Da sie alle in einer Ebene, an den Narben der Blattspuren, innerhalb der Scheide des rings herumgreifenden Blattes erschienen, so müssen mindestens sechs davon adventiv, d. h. aus wieder meristematisch gewordenem Parenchymgewebe regeneriert worden sein. Zunächst nahm ich an, daß diese Adventivsprosse endogener Natur seien, indem sie, wie die Wurzelschößlinge vieler Pflanzen, aus dem Cambium bzw. Pericykel hervorgegangen seien. Ich sah jedoch, besonders deutlich an radialen Längsschnitten, daß sie stets unmittelbar in der Nähe eines in das ehemalige Blatt

austretenden Gefäßbündels entstanden. Durch Vergleichen der Schnitte der etwas zu weit fortgeschrittenen Stadien konnte ich feststellen, daß die ersten Zellteilungen stattgefunden hatten im Parenchym der Gefäßbündelscheide. Dieser Komplex von lebhaften Zellteilungen, der in der äußersten Rinde, nur wenige Zellagen unter der Oberfläche lag, zog auch noch die benachbarten, nicht zur Gefäßbündelscheide gehörenden Rindenzellen mit in den Zellteilungsvorgang hinein. Schließlich wurden von diesem Komplex kleiner, plasmareicher, lichtbrechender Zellen die äußersten Lagen der Rindenzellen gesprengt und sofort, zumeist schon vorher, die ersten Blättchen angelegt. Der ganze Vorgang ähnelt sehr dem weiter unten (p. 88 u. 92) von Sansevieria und Zamioculcas näher beschriebenen.

Den anderen Fall von adventiver Sproßregeneration beobachtete ich an der Sproßachse einer Aloë ciliaris Haw., die ich in 40 cm Höhe geköpft hatte[1]). Da ihr Stamm anatomisch stark von dem gewöhnlichen Aloë-Typus abweicht, dürften einige Bemerkungen darüber angebracht sein, zumal wenig Literatur darüber vorhanden ist. Zweckdienliche Angaben fand ich nur in der Arbeit von E. Hausen (1901), doch gelangte ich im Verlaufe meiner Untersuchungen über Aloë ciliaris zu zum Teil anderen Ergebnissen.

Schon der Habitus der überall gleich dünnen Sproßachse mit ihren auffallend gestreckten Internodien läßt vermuten, daß sekundäre Elemente im Stamme nicht gebildet werden. Querschnitte durch zahlreich untersuchte Stengel bestätigten dann auch die Annahme, daß ein sekundärer Zuwachs nach Art der anderen Aloëineen nicht vorhanden war. Es fehlte also hier auch ein ausgesprochenes Cambium. Anscheinend wird das Pericykelgewebe frühzeitig als Stereomzylinder differenziert. Außerhalb des Stereomringes am Rande des Zentralzylinders, also unmittelbar innerhalb der Rinde, lagern abgerundete, dünnwandige Parenchymzellen, die nur selten eine perikline Querwand gebildet hatten. Daß aber diese Schicht ihre Teilungsfähigkeit nicht eingebüßt hatte, sah ich aus der hier zu beschreibenden Regeneration eines Adventivsprosses aus diesem Gewebe, ersah ich aber auch aus dem an einer Pflanze beobachteten sekundären Dickenwachstum.

Im Bonner botanischen Garten fiel mir eine mehrfach verzweigte Aloë ciliaris dadurch auf, daß die die Zweige tragenden Partien dicker waren als die Äste; besonders deutlich war das unmittelbar unterhalb der Verzweigung. Aber auch viel weiter basalwärts, 25 cm und mehr von der Verästelung entfernt, konnte ich an Querschnitten reichlich sekundären Zuwachs beobachten. An zahlreichen Querschnitten stellte ich dann fest, daß alle älteren Stammteile dieser Pflanze sekundäre Elemente aufwiesen. Fern von der Einmündung der Seitenzweige zählte ich gar nicht selten 40 Zellschichten und mehr, die, in radialen Reihen angeordnet, vom cambialen Meristem gebildet worden waren. Und allenthalben waren auch Gefäßbündel im sekundären Zuwachs entstanden, konzentrische, ganz so, wie wir sie in den Stämmen von Dracaena und Cordyline finden. Zumeist gingen diese hervor aus benachbarten Zellen von 2—3 radialen Reihen, also nicht durch vielfache Teilung einer einzigen Mutterzelle. Die inneren Lagen des Zuwachses zeigten bereits sklerenchymatische Verdickungen, während die cambiale Zone weiter nach außen noch in lebhafter Teilungstätigkeit begriffen war.

[1]) Noch deutlicher sah ich dies jüngst an einer geköpften Aloë arborescens. An basalen wie apikalen Knoten waren rings um den Stamm 3—6 Adventivknospen erschienen.

Im Gegensatz und als Ergänzung zu den Ergebnissen Hausens stelle ich demnach fest, daß bei Aloë ciliaris sekundäres Dickenwachstum in allen älteren Stengelteilen vorkommen kann, daß vom cambialen Gewebe zahlreiche Zellschichten sekundär produziert werden können, in denen sich dann eine große Anzahl normaler Gefäßbündel ausbildet. Hausen (1900. p. 26 u. 27) hatte von Aloë ciliaris behauptet, daß an jüngsten Teilen des Sprosses ebenso wie an recht alten Stammstücken keine Verdickungszone wahrzunehmen sei, daß aber lokal sekundärer Zuwachs aus einem Pericykelgewebe auftrete, indem „der Verdickungsring . . . ohne erkennbare Regelmäßigkeit an gewissen Stellen des Stammes in Teilung begriffen sei, an anderen, oft weit älteren, wieder nicht". „Auch tritt — nach Hausen — eine weitere Tätigkeit der Verdickungsschicht bei Aloë ciliaris an den Stellen, wo sie vorhanden ist, nicht ein; nachdem sechs Zellagen gebildet waren, erscheinen die radialen Wände aller dieser Zellen schon ziemlich dickwandig und letztere kaum noch teilungsfähig"; ferner „Sekundäre Gefäßbündel hatte hier bei Aloë ciliaris die Verdickungsschicht niemals erzeugt".

Nun zum Fall der Sproßregeneration: Eine dekapitierte Sproßachse von Aloë ciliaris untersuchte ich auf sekundäre Gebilde. Wie gewöhnlich, war nichts davon vorhanden. Aber die Partie unter der obersten Knospe, d. h. zentralzylinderwärts, wies zahlreiche Zellteilungen auf. Die nach dem Entfernen des Sproßteiles nunmehr oberste Blattachselknospe hatte ihren latenten Zustand aufgegeben und begann auszutreiben. Damit aber der austreibende Sproß Anschlußbahnen an die im Zentralzylinder gelegenen Gefäßbündel bekomme, gingen gewisse Zellpartien der Rinde lebhafte Teilungen ein und zwar ausgehend von der Achselknospe strahlten diese sekundären Procambiumstränge allseitig schräg zur Peripherie des Zentralzylinders in Form eines Kegelmantels aus. Indem ringsherum die innersten Rindenzellen sich durch tangentiale Wände teilten, entstand so eine Art Cambium, das aber nur lokaler Natur war und lediglich dem Anschluß der Leitbahnen des Achselsprosses diente. Nun aber hatte hier infolge des Überschusses an Baustoffen der Cambium- (oder Procambium-) Ring ringsherum eine solche Masse neuer Zellen erzeugt, daß sich lokal ein ganzer Komplex meristematischer Zellen angehäuft hatte, der nun der Ausgangspunkt für einen Adventivsproß werden sollte. Im Stadium der Untersuchung waren, noch geborgen unter den äußersten Rindenschichten, bereits die ersten embryonalen Blattanlagen erkennbar.

Daß es sich hierbei nicht um eine Nebenknospe der Achselknospe handelte, ging daraus hervor, einmal, daß die Adventivknospe endogener Natur war, also aus Zellen der innersten Rindenschichten hervorging, während die äußersten Rindenschichten das Vegetationspunktmeristem noch bedeckten: sodann, daß die Adventivknospe mit der normalen Achselknospe auf dem gleichen horizontalen Querschnitt lag, jedoch um $^1/_3$ des Stengelumfanges von dieser entfernt. Die Entstehung der Adventivknospe geht also in ganz ähnlicher Weise vor sich, wie die Regeneration dikotyler Adventivsprosse aus Pericykel- bzw. Cambiumgewebe des Stengels und der Wurzel (vergl. Beijerinck 1887).

Wir sehen also auch hier, daß ein Gewebe, das äußerlich nicht als Teilungsgewebe kenntlich ist, sich noch im Vollbesitze seiner Regenerationsfähigkeit befindet. Der Adventivsproß ist erzeugt worden nicht aus einem Bedürfnis heraus, sondern kausal infolge des Überschusses an plastischen Baustoffen, und es besteht kein Zweifel, daß er von dem besser ausgerüsteten, weil weiter

in der Entwicklung vorgeschrittenen Achselsproß überflügelt und im Wachstum unterdrückt worden wäre, sobald dieser die Baustoffe für sich allein hätte verwenden können.

Kapitel 2.

b) Adventivwurzeln, gebildet aus Dauergewebe, das bei Palmen lokal wieder meristematischen Zustand angenommen hatte.

Lassen sich Palmen durch Stecklinge vermehren? In der gärtnerischen Praxis ist ein solches Verfahren unbekannt. Die Palmen werden nur aus Samen herangezogen oder durch Teilung allzu stark gewordener Sproßbüsche vermehrt, wie z. B. Rhapis, oder man benutzt Stockausschlag, d. h. Schößlinge aus der Stammbasis zur vegetativen Vermehrung.

Da es sich hier um ein so kostbares Material handelt, standen mir nur die Sproßachsen von Rhapis humilis zur Verfügung. Ich schicke gleich voraus, daß es mir nicht gelang, als Stecklinge behandelte oberirdische Sprosse dieser Palme zur Bewurzelung zu bringen. Doch wäre es falsch, aus dem negativen Ergebnis dieses einen Versuchs Schlüsse zu ziehen und allen Palmen die Fähigkeit zur Stecklingsvermehrung absprechen zu wollen. Vielmehr sollen die nachfolgenden Erörterungen grade zeigen, daß auch bei Palmen Stecklingsvermehrung durchaus als möglich anzusehen ist, und daß man sehr wohl auf Erfolg rechnen kann, wenn man das kostbare Pflanzenmaterial hinreichend zur Verfügung hat.

Daß die Palmenstämme trotz ihrer Höhe und Dicke dennoch ohne sekundäres Dickenwachstum sind, haben bereits am Ende des 18. Jahrhunderts Desfontaines und Dauberton festgestellt, und seit H. v. Mohls klassischen Untersuchungen sind wir über den „Palmentypus" hinreichend orientiert. Schon Karsten (1847. p. 74) hatte in der Stammspitze der Palmen einen Kegelmantel von Cambiumgewebe festgestellt, durch dessen Tätigkeit der Stamm seine endgültige Dicke erhält. War diese erreicht, so erlosch die Wirksamkeit der Bildungsschicht und ihre Zellen gingen in Dauergewebe über; die Zellen dieser „Außenscheide" verholzen jedoch nicht überall, sondern bleiben bisweilen zartwandig und können gegebenenfalls wieder in den meristematischen Zustand überführt werden, um Ergänzungsbündel oder — an der Stammbasis — Wurzeln hervorzubringen. Jene Zone stellt also die äußerste Partie des Zentralzylinders dar, die bereits als Pericykel erwähnt wurde. Das dünnwandige Aussehen der Pericykelzellen verleitete Schacht (1852. p. 271) zu der falschen Annahme, daß der „Verdickungsring" bei den dickstämmigen Palmen, wie z. B. bei Caryota, längere Zeit in Tätigkeit bliebe. Aus diesem Primärmeristem sollten dann auch an der angeschwollenen Stammbasis die Beiwurzeln hervorgehen (ibid. p. 170). Bei schlanken Palmen mit langen Internodien, wie Chamaedorea, erlischt und verholzt der Verdickungsring nach Schacht (p. 258) ziemlich früh; Wurzeln könnten demnach später nicht mehr gebildet werden. Diese irrige Auffassung Schachts wurde von Nägeli (1858. p. 21) widerlegt. Der ganze Stamm wird nach ihm vom Urmeristem angelegt; bei Chamaedorea erlöschen „die Teilungen der Parenchymzellen auf allen Punkten des Querschnittes fast gleichzeitig. Bei anderen Palmen ist der sog. Verdickungs- oder Cambiumring ohne Zweifel nichts anderes als Urmeristem, welches an der Grenze zwischen Mark und Rinde sich etwas später in Folgemeristem und (Pro-)Cambiumstränge scheidet als im Innern." — Nicht so

schroff wie Nägeli drückt sich H. v. Mohl aus (1858. p. 193). Er schließt sich ganz an Karsten an und läßt alles Gewebe hervorgehen aus einem cambialen Gewebe in der Form eines Kegelmantels, der in seinem unteren Ende Zylinderform annimmt, bis er die Teilungen einstellt, und seine Zellen zu Parenchym werden. So kommt es, daß „bei den Palmen diese ganze Zellenschicht sich von den Mark- und Rindenzellen nicht unterscheiden läßt“ (p. 194). Neuerdings hat J. C. Schoute (1903. p. 33) festgestellt, daß bei den Palmen die Vergrößerung der Laubkrone nur in der ersten Zeit stattfindet und zwar „bloß durch primäres Dickenwachstum der einzigen Knospe“, daß aber „das primäre Dickenwachstum mittels eines solchen Cambiums in der Spitze eine sehr allgemein verbreitete Eigenschaft“ unter den Monokotylen ist (p. 37). Endlich haben Strasburgers Untersuchungen „Über die Verdickungsweise der Stämme von Palmen“ (1906) erwiesen, daß auch die dicksten Palmen kein durch ein Cambium gebildetes sekundäres Dickenwachstum aufweisen. Schon Eichler hatte 1886 festgestellt, daß bei Cocos flexuosa die Dickenzunahme des Stammes unterhalb des Vegetationskegels „lediglich durch Erweiterung der Zellen des Grundgewebes und der Sklerenchymbeläge der Gefäßbündel erfolge“. Strasburger fand nun (l. c., p. 585), daß „der fortgesetzten tangentialen Teilung von Zellen, die nur wenigen ursprünglichen Mantelschichten des Vegetationskegels angehörten, der ganze mächtige Stammscheitel von Washingtonia filifera seine Entstehung verdankt“. Die Intensität der Zellteilungen nimmt in der mittleren Region des Stammes, „etwa 1 mm unter dem Vegetationskegel schon bedeutend ab“, während die diese Region umhüllenden Zellschichten sich im früheren Tempo weiter teilen. „So wird die Zone starker Tätigkeit immer weiter nach außen verschoben und erscheint nun als Verdickungsring oder Cambiumzylinder. Er stellt somit tatsächlich eine Schicht des primären Meristems vor, welche in kräftiger Tätigkeit solange ausharrt, bis der volle Durchmesser des Stammscheitels erreicht ist. Die ganze sich hier zunächst abspielende Gewebebildung ist unter allen Umständen als eine primäre zu bezeichnen.“ Dann erlischt das Meristem: der Stamm wird nur noch dicker durch Erweiterung seiner Zellen und durch Ausdehnung der Interzellularen. Gefäßbündel werden nicht mehr gebildet. Der Stamm hat also seine ansehnliche Dicke „ohne merkliches Zutun nachträglicher Neubildung erreicht. Auch ließ sich in allen Höhen des Stammes feststellen, daß ein sekundärer Zuwachs nach Art der Dracaena nicht vorliegt.“ Da so der ältere Stamm kein Meristem mehr aufweist, so müßte damit schon die Unmöglichkeit der Wurzelbildung und somit auch die Unfähigkeit zur Stecklingsvermehrung gegeben sein. Indes konnte Strasburger (l.c., p.595) „lokalisierte Bildungsvorgänge im Pericykel“ nachweisen. Zellteilungsvorgänge im Pericykel lieferten ein Meristem, in welchem neue Gefäßbündelanlagen sich sonderten. Ein „lokales Bedürfnis zur Schaffung neuer Verbindungen zwischen schon vorhandenen Leitungsbahnen“ (p. 596) war die Veranlassung zur Bildung dieser Gefäßbündelanastomosen. Vielleicht können wir auch mit Haberlandt (1909. p. 590) in dieser Erscheinung ein Mittel zur Erhöhung der Biegungsfestigkeit des Stammes erblicken, die bei den eine beträchtliche Höhe erreichenden Palmenstämmen unbedingt notwendig ist.

Das so aus dem ruhenden Pericykelgewebe hervorgegangene Teilungsgewebe ist also ein Folgemeristem, das an Stellen besonders kräftiger Neubildungen zu — durch tangentiale Teilungen entstandene — sichtbar radialer

Anordnung der Zellreihen führte (nach Strasburger 1906. p. 596). Es war ein Etagencambium, mit zweiseitigen Neubildungen, deren Mutterzellen von Zeit zu Zeit auf äußere Zellreihen übersprangen, und die damit den Vorgang wiederholten, der sich im primären Meristem des Stammscheitels abspielte. Jedoch fand Strasburger auch die kräftigste lokale Neubildung an der Peripherie des Zentralzylinders der untersuchten Washingtonia von nur sehr begrenzter Ausdehnung (p. 597).

Wodurch nun werden diese Neubildungen veranlaßt? Durch die andauernde Erweiterung der kontinuierlichen Elemente tritt — nach Strasburger (l. c., p. 600) — eine Spannung ein; es werden die höher hinaufreichenden Gefäßbündel, welche an der Peripherie des Zentralzylinders sich an die primären Wasserbahnen ansetzen, an der Anschlußstelle durch Druck auseinandergesprengt: hierdurch werden vielfach Hemmungen und Störungen der Funktionen veranlaßt. Das wird sich „als Reiz geltend machen und an entsprechenden Stellen Vorgänge auslösen, die zu Neubildungen führen, durch welche dem vorhandenen Übelstand abgeholfen wird".

Sollten wir es da nicht in der Hand haben, experimentell solch ein Meristem an gewünschter Stelle zu schaffen? Wenn die Pflanze verletzte Organe zu reparieren sucht, indem sie zunächst ein Meristem erzeugt, so ist anzunehmen, daß sie es auch tut, wenn wir den Stamm an gewünschter Stelle durch Ankerben der Leitungsbahnen verletzen. Zur Reparierung wird auch hier voraussichtlich Dauergewebe in meristematischen Zustand übergeführt werden, und wir haben nur noch die zur Wurzelbildung nötigen Bedingungen zu schaffen, was durch Anbringung von feuchtem Moos oder Erde oberhalb der Wunde leicht möglich ist. Nun wird man zwar diese gewagte Operation an unseren kostbaren Gewächshauspalmen nicht gern vornehmen wollen; indes wäre sie in den Fällen zu empfehlen, wo zu hoch gewordene Palmen doch einmal geopfert werden müßten. Es böte sich so Gelegenheit, sofort eine schöne junge Palme mit breitem Vegetationskegel und großer Blattkrone zu erhalten. Daß Palmen bei sachgemäßer Behandlung auch ohne viel Wurzeln ihre Blattkrone behalten, falls es nicht an nötiger Bodenwärme, Luftfeuchtigkeit und Nährstoffen fehlt, wird von Dammer (1897. p. 41) erwähnt und von dem berühmten Palmenzüchter L. Winter in Bordighèra auch praktisch durchgeführt. — Dies Verjüngungsverfahren mit alten Palmen scheint auch tatsächlich in der Praxis, — wenn auch sehr selten — angewandt zu werden. Ich konnte darüber allerdings nur zwei Angaben finden, welche ich beide von Lindinger entnehme. So berichtet er (1908. p. 310): „wenn nun auch die oberirdischen Stämme normal keine Wurzeln bilden, so scheint ihnen doch die Befähigung zur Bewurzelung nicht abzugehen; alte Dattelpalmen wenigstens sollen von den Arabern in der Weise verjüngt werden, daß man unter der Blattkrone ein Gefäß mit Erde um den sich bald bewurzelnden Stamm herumlegt, ganz in der Weise, wie man häufig alte Yucca verjüngt." — In der anderen Angabe zitiert Lindinger (1911. p. 58, Anm.) eine Mitteilung Fischers (1881. p. 20): „Eine andere, sonst ja häufige, bei Palmen aber jedenfalls merkwürdige Art der Fortpflanzung wird seit sehr alter Zeit — schon von Theophrast bezeugt — in den verschiedensten Gegenden, wenn auch verhältnismäßig selten gehandhabt. Wenn eine, besonders gute Datteln tragende, Palme alt geworden ist, und der Saft nur noch schwach zur Krone aufsteigt, so umgibt man den Stamm etwa 2 m unter der Krone mit Schlamm, der beständig feucht gehalten wird, und in welchen der Stamm ungefähr nach einem Jahre Wurzeln treibt. Man

schneidet dann den Stamm unter denselben durch und pflanzt ihn wieder, worauf er sich wieder kräftig entwickelt". Ob der Stamm vorher auch angeschnitten wird, lassen beide Angaben nicht erkennen. — Ob fruchttragende Kokospalmen, die zum bessern Ersteigen bisweilen von den Eingeborenen am Stamme eingekerbt werden, auf diese Verletzung hin durch Wurzelbildung reagieren, konnte ich nicht in Erfahrung bringen.

An seiner Basis ist der Palmenstamm je nach Art und Umständen bis zu einer gewissen Höhe mit Beiwurzeln besetzt. Hinsichtlich der Entwicklung der jungen Pflanzen unterscheidet man (z. B. Dammer, 1897, p. 595) mehrere Typen. Bei vielen Palmen wächst der Embryo aufrecht, jedoch zunächst nicht in die Höhe, sondern in die Breite (bzw. Dicke) und schafft sich so eine Basis, auf der sich der Stamm erst erhebt, wenn er seine endgültige Dicke erreicht hat[1]). — Bei einem anderen Typ, zu dem Oreodoxa gehört, treibt der Embryo das Keimblatt nicht erst in die Erde, um so die Vegetationsspitze zur Bewurzelung tief in den Boden zu bringen, wie es beim vorigen Typ geschah, sondern er wächst gleich weiter. — Bei dem dritten Typ wächst der Stamm zunächst schräg abwärts, bis er seine endgültige Dicke erreicht hat; dann erst erhebt er sich. Einen vierten Typ bilden die Rhizompalmen. Schließlich kommen noch Palmen mit Stelzwurzeln vor, welche durch Iriartea exorhiza vertreten werden. Bei diesen stirbt der Stamm von unten her ab; er steht dann auf Stelzwurzeln, die ihm mehrere Meter vom Boden entspringen. Dies stellt eine weitgehende Anpassung dieser Palmengruppe an ihren Standort dar; sie wächst bekanntlich in dem Strandgebiete der Ebbe und Flut, und ähnelt darin in ihrem Äußeren den hier gleichfalls heimischen Schraubenbäumen. Auch bei den schlanken Stämmen der Chamaedorea-Arten entspringen Wurzeln an oberen Stammpartien. Denn diese Palmen sind in feuchten Wäldern Zentral-Amerikas heimisch, was deren Wurzelbildung begünstigen mag.

Bei Iriartea exorhiza wird der Stamm von Stelzwurzeln getragen[2]); diese brechen über einen großen Teil des Stammes in Ringen hervor und werden nach oben zu immer stärker. Durch diese Knotenwurzeln nimmt auch der Stamm selbst mit jedem späteren Knoten an Dicke zu, freilich nur bis zu einer gewissen Grenze, oberhalb welcher nur ausnahmsweise noch Wurzeln gebildet werden. Nach Karsten ist diese Grenze bei Iriartea praemorsa Kl. zirka drei Fuß über dem Boden. Bei Iriartea excelsa, die er auf Bergen fand, nahmen die Wurzeln bei 6—10 Fuß Höhe ihren Anfang (zitiert nach Schoute. 1903. p. 38). Bei Iriartea ventricosa Mart. erreichen die Luftwurzeln sogar eine Länge von 30—35 Metern (nach Wiesner. 1891. II. p. 88). Die Wurzeln der Iriarteen sind oft armdick (Karsten. 1847. p. 131). „Bei den 8 Fuß über dem Boden entstehenden Wurzeln der Iriartea excelsa ist besonders die dadurch hervorgebrachte Kegelform auffallend" (l. c., p. 134). — Man wird also zweifelsohne auch obere Stammpartien dieser Palme zur Stecklingsvermehrung benutzen können. Denn vermutlich sind auch in den oberen Partien Wurzeln angelegt, auch wenn sie normal nicht austreiben. Demnach scheinen die Beiwurzeln bei diesem Typus nicht aus Folgemeristem regeneriert zu werden, sondern wie bei Pandanus frühzeitig als „normale" Beiwurzeln angelegt zu sein. — Und das gleiche muß wohl auch für Cha-

[1]) Vergl. Karsten 1847. p. 74 und Schoute 1903. p. 33.

[2]) Ähnlich bei der Palme Verschaffeltia splendida (vergl. Abb. in Chun 1900. p. 434).

maedorea gelten. An dieser in unsern Gewächshäusern in vielen Arten gezogenen Gattung sieht man stets in jedem Knoten dicht über der Erde einen Quirl Stützwurzeln hervorbrechen, die zur Erde gelangen, sofern die Entfernung nicht zu groß ist; die Wurzeln an den nächst höheren Knoten verkümmern und werden immer kürzer, bis die Knoten in einer gewissen Höhe äußerlich keine Anhaltepunkte mehr für Wurzelanlagen erkennen lassen. Nun konnte ich zwar keinen Stamm der anatomischen Untersuchung opfern, um zu sehen, ob Wurzeln latent angelegt seien, oder ob Meristem vorhanden sei. Aber ich umgab den schlanken Stamm einer Chamaedorea elegans in 125 cm Höhe mit Moos, das stets feucht gehalten wurde. Bald brachen hier oben aus dem Stamme zahlreiche Wurzeln hervor (vgl. Abb. 1), jedoch nicht nur an den Knoten, wie es dicht über der Erde geschehen war, sondern in gleicher Weise an den Internodien, was besonders an den Wurzelhöckern oberhalb der ausgetretenen Wurzeln deutlich sichtbar war. Dicht unter der Blattkrone, am Ende des daneben angebrachten 150 cm langen Maßstabes, sind noch Wurzelanlagen wahrnehmbar. Daß die Wurzeln auch an den Internodien sitzen, hat vielleicht seinen Grund mit darin, daß diese hier oben am Stamm wesentlich kürzer sind als an der Stammbasis. Aber selbst mitten auf einem 4 cm langen Internodium einer Chamaedorea concolor sah ich in einer Höhe von 70 cm über der Erde Wurzeln hervorbrechen. Bei Chamaedorea Karwinskiana Wendl. entsprangen dem Stamme sogar in 2,35 m Höhe mehrere längere Knotenwurzeln. — Aus dem Gesagten geht demnach hervor, daß sich auch von Chamaedorea aus oberen Stammpartien Stecklinge herstellen lassen.

Fig. 1. Chamaedorea elegans. Nach Umhüllen mit feuchtem Moos waren in 125 cm Höhe Wurzeln am Stamme gebildet. Wurzeln sind auch an den Internodien vorhanden.

Die Glätte des Stammes von Chamaedorea elegans scheint dafür zu sprechen, daß ein Dickenwachstum hervorrufendes Cambium nicht vorhanden ist, daß somit die Wurzeln bereits vom Vegetationskegel angelegt wurden. Anderer Ansicht ist Lindinger (1908. p. 312); er sagt über Chamaedorea: „Die rissige Stammrinde weist darauf hin, daß der Stamm ein gewisses Dickenwachstum erfahren hat, das bei der ana-

tomischen Untersuchung auch durch das Vorhandensein von Zellteilungen, ähnlich denen im Meristemring von Dracaena" und durch eine dadurch gebildete Borkenbildung bestätigt wurde. Hiernach wären diese Beiwurzeln aus einem Folgemeristem gebildete Adventivwurzeln. Der in Strasburgers „Leitungsbahnen" in Fig. 40, Taf. V abgebildete Stammquerschnitt läßt hierüber keinen Schluß zu, da weder eine latente Wurzelanlage, noch ein Meristem, noch ein typisches Pericykelgewebe erkennbar ist. Nach der Zeichnung Schachts (1847. Taf. XVII, Fig. 12) zu schließen, entstehen die Wurzeln an den noch jungen Pflanzen im Pericykel, der von Schacht als Cambiumring bezeichnet wird.

Betrachten wir noch die beiden anderen uns interessierenden Typen der Palmen: Der erstgenannte (s. p. 19) läßt sich an den von Iriartea anschließen, wenn man sich die Internodien nicht wie bei dieser gestreckt, sondern auf ein Minimum reduziert vorstellt. So verdickt sich der Stamm der Sämlingspflanze, dessen Kotyledo gleich nach der Aussaat sich tief in die Erde versenkte, eine Zeit lang, verbunden mit reicher Wurzelbildung, ohne sich über den Erdboden zu erheben. Hat der Vegetationskegel seinen endgültigen Durchmesser erreicht, so wächst von nun an der Stamm empor, ohne normal am oberen Teil noch Wurzeln zu bilden; dagegen verdickt er sich bisweilen an der Basis, der periodisch zahlreiche Wurzeln in Kränzen entspringen (so bei Cocos, Phoenix und vielen andern). — Beim dritten Typ endlich schiebt sich der Vegetationskegel sogar schräg in die Erde hinein[1]), um hier an diesem rhizomartigen Stamm zahlreiche Wurzeln zu bilden. Nach Erreichen der erforderlichen normalen Stärke erst richtet sich der Vegetationskegel empor, um das beim vorigen Typ beschriebene Wachstum anzunehmen; Beispiele hierfür sind Sabal, Rhophalostylis (Areca) Baueri und Rh. sapida.

Im Gegensatz zu dem reichbewurzelten, rhizomartigen Teil ist der oberirdische Schaft gewöhnlich wurzelfrei. Gibt man aber dem Stamme zur Wurzelbildung günstige Bedingungen, so kann der normalerweise nur an der Stammbasis in Erdhöhe periodisch auftretende Wurzelkranz weiter am Stamm hinauf verschoben werden. Karsten (1847. p. 100) erwähnt von Martius beobachtete Exemplare von Elais melanococcus, deren niederliegender 12 Fuß langer Stamm auf der die Erdoberfläche berührenden Seite zahllose Wurzeln hervorgetrieben hatte. Sogar am aufrechten Stamme werden in einem gewissen Alter — von Fächer- wie von Fiederpalmen — über der Erde Wurzeln gebildet; das ist dann nach Angaben Lindingers (1911. p. 58) eine ganz normale Erscheinung. Die Palmen „bilden dann immer höher am Stamm hinauf neue Wurzeln, ... entweder ungleichmäßig oder in ringförmiger Anordnung". Bei der von Lindinger ebenda in Figur 14 abgebildeten Phoenix Jubae erreicht der wurzelbildende Teil des oberirdischen Stammes eine Höhe von 2 m. Mit Erde bedeckt, wachsen die Wurzeln zu normalen Nährwurzeln aus. Ähnlich starke Wurzelbildung am oberirdischen Stamm fand Lindinger noch bei Phoenix dactylifera, Oreodoxa oleracea, O. regia, Bactris speciosa. Diese, allen dick- und hochstämmigen Palmen gemeinsame Eigenschaft führt Lindinger darauf zurück, daß „die für die Wurzelanlagen verfügbare Fläche der Stammbasis infolge des Mangels eines dauernd tätigen Zuwachsmeristems einmal zu Ende geht,

[1]) Siehe Abb. in Velenovsky, II. Teil, p. 593., Fig. 367.

worauf der benachbarte oberirdische Stammteil zur Wurzelbildung schreitet. — Infolge dieser wurzelbildenden Tätigkeit der oberen Sproßachse nimmt es also nicht Wunder, wenn auch die oberen Stammpartien zur Wurzelbildung fähig, und diese Palmen somit zur Stecklingsvermehrung verwendbar sind.

Wie entstehen nun diese Beiwurzeln der Palmen? Da die Palmenstämme weder ein nach Art der Dracaena gebildetes Cambium aufweisen, noch allgemein anscheinend normale Beiwurzeln latent anlegen, so müssen die stammbürtigen Wurzeln aus einem Folgemeristem regeneriert worden sein. — Nach Angabe Schachts entstehen diese Beiwurzeln der Palmen aus dem (primären) „Cambiumring"; ebenso stimmt Mohl (l. c., p. 196) mit Karsten darüber überein, daß die Wurzeln unter der Rinde in der äußersten Schicht des Zentralzylinders gebildet werden; d. h. also, daß sie aus dem Pericykel hervorgehen. Hier bildet sich „lokal für jede Wurzel ein Kern von neuem cambialem Gewebe aus der Umwandlung von längst gebildeten Parenchymzellen". Auch Strasburger (1906. p. 608) sagt, daß die Adventivwurzeln an der Stammbasis von Washingtonia filifera im Pericykel entstehen, ohne daß dafür ein dauerndes Meristem vorhanden wäre. Denn die plötzliche Verdickung an der Basis mancher Palmen, am „Wurzelknoten" verdanke „hauptsächlich nur der fortgesetzten Anschwellung der parenchymatischen Elemente des Grundgewebes ihre Ausbildung" (Strasburger, Leitungsbahnen. p. 382). Ich selbst untersuchte junge Schößlinge aus der Stammbasis von Rhapis humilis und Plectocomia elongata und fand gleichfalls, daß die hier vorhandenen Wurzeln aus Pericykelgewebe hervorgingen und daß ihre Anschlußbahnen, im Pericykel verlaufend, sich an die peripherischen Stammbündel des Zentralzylinders anlegten. Lindinger (1911. p. 58) dagegen läßt die Wurzeln an der Stammbasis der Palmen aus „meristematischen Schichten im Umkreis des Zentralzylinders" hervorgehen, die er an einem etwa 20-jährigen Gewächshausexemplar von Livistona sinensis festgestellt hatte. Es wird indes müßig sein, hierin einen wesentlichen Unterschied erblicken zu wollen. Denn wenn der Pericykel auf seiner ganzen Ausdehnung wieder in Zellteilungstätigkeit getreten ist, so mag er den von Lindinger beschriebenen Meristemen gleichen.

Die aus dem Pericykelgewebe entstandenen stammbürtigen Palmenwurzeln müssen also auf alle Fälle als echte Adventivwurzeln angesehen werden, da sie aus einem Folgemeristem regeneriert wurden. Denn der Pericykel, aus dem sie hervorgehen, wird von Strasburger als Dauergewebe angesehen: „solche Meristeme (zur Reparierung der Bündel) sind zweifellos sekundäre Erzeugnisse eines in erneute Tätigkeit getretenen Dauergewebes" (1906. p. 601). Indes läßt sich „eine scharfe Grenze zwischen primärer und sekundärer Gewebsbildung nicht ziehen", da es „alle Übergangsstufen zwischen beiden Vorgängen gibt". Primäre Gewebe sind direkt vom Embryo oder vom Vegetationspunkt gebildet; vielen Pflanzen genügen diese aber nicht; sie bilden nach beendetem Längenwachstum sekundäre Gewebe. Deren Bedeutung ist: die nachträgliche Vermehrung der Leistungsfähigkeit bereits ausgewachsener Organe in bezug auf bestimmte Funktionen. (Nach Strasburger, 1906. p. 601, Schoute 1902a., p. 56 zitierend.)

Noch zu prüfen wäre, ob nicht dies Meristem, ebenso wie der Sekundärzuwachs der Dracaenen es tut, aus den innersten Rindenschichten hervorgeht, und ob nicht ein gleiches zutrifft bei der Bildung des von Strasburger

beschriebenen sekundären Zuwachses der Anschlußbahnen bei Washingtonia. Freilich wird eine Grenze zwischen Rinde und Zentralzylinder sich hier schwer feststellen lassen. Führten doch auch ältere Autoren die Entstehung des Cambiums von Dracaena auf Pericykelgewebe zurück, und noch in der neuesten Auflage von Haberlandts „Physiologischer Pflanzenanatomie" (1909) wird das Cambium der Wurzeln von Dracaena als aus dem Pericambium gebildet angegeben[1]).

Erwähnt sei noch, daß Acanthorhiza aculeata Wendl. auch in den oberen Partien ihres Stammes zu Dornen metamorphosierte Luftwurzeln besitzt[2]). Durch Umhüllen verschiedener Stammteile mit feuchtgehaltenem Sphagnum konnte Bruhn (1910. p. 150) die Entstehung von Wurzeln veranlassen. Ich vermute, daß sie bereits latent angelegt waren, und daß sie nur austrieben unter dem fördernden Einfluß der Feuchtigkeit. Da es nicht gelang, die Dornenwurzeln in Nährwurzeln umzubilden (ibid., p. 152), so kann diese Palme für Stecklingsvermehrung bzw. Verjüngung bislang nicht in Betracht kommen.

Haberlandt erwähnt in seiner „Tropenreise" (1910. p. 64), daß auch bei Raphia Ruffia zahlreiche Wurzeln aus den abgestorbenen Blattresten des Stammes hervortreten. Diese „Luftwurzeln" fungieren hier als Atmungsorgane, zur Durchlüftung des Stammes. Es bleibt festzustellen, ob sich vielleicht diese metamorphosierten Wurzeln wieder zu Nährwurzeln zurückbilden lassen, wenn sie sofort beim Heraustreten aus dem Stamme günstige Bedingungen vorfinden.

Endlich sei noch auf die den Palmen nahestehenden Cyclanthaceen hingewiesen. Der nur kurze, aufrechte Stamm der in den Gewächshäusern verbreiteten Carludovica plicata ist mit Beiwurzeln versehen. „Die lianenartig kletternden Arten dagegen erinnern im Aussehen des Stammes mit Adventivwurzeln an Monstera und sollen zuweilen eine höchst bedeutende Länge erreichen" (Drude. 1889. p. 94). Von diesen Cyclanthaceen dürften sich demnach auch die oberen Sproßpartien zur Stecklingsvermehrung eignen. — Über Bewurzelungsvermögen der kletternden Rotangstämme (Calamus sp.) ist mir nichts bekannt.

Kapitel 3.

c) Wurzelbildung direkt aus Parenchymzellen.

Die bisher behandelten adventiven Wurzeln waren aus einem bereits vorhandenen sekundären Meristem gebildet worden. Daß aber auch Parenchymzellen, die — um ein Bild Goebels (1902. p. 486) zu gebrauchen — gewissermaßen „inkrustiert" waren, wieder direkt zum Zwecke der Wurzelbildung meristematisch werden, habe ich an verschiedenen Vertretern der Commelinaceen feststellen können. Bei diesen gehen bei geeigneter Behandlung aus Parenchymzellen der Gefäßbündelscheide (d. i. aus dem Sonderpericykel) aus den unteren Partien der Internodien Wurzeln hervor. Auf experimentellem Wege gelang es mir, die Stecklinge zu solcher ungewöhnlichen Bildung zu veranlassen. — Gravis erwähnt in seiner ausführlichen Arbeit über Tradescantia virginica, in der er auf Tradesc.

[1]) Lindinger (1906. p. 327) stellte endgültig fest, „daß das Meristem des echten sekundären Zuwachses in der Rinde entsteht und mit dem Pericambium absolut nichts zu tun hat". Allerdings besitzt dieses mit den inneren Rindenpartien gemeinsame Initialen (ders. 1909 a., p. 60).

[2]) Vgl. Abb. 92, p. 410 in Winkler, Das Leben der Pflanze, Bd. VI.

fluminensis Arrab. (1898. p. 91) zu sprechen kommt, nichts von derartigen Bildungen; und Vöchting (1878. p. 76) hebt sogar ausdrücklich hervor, daß bei Tradescantia „zebrina“ am Internodium des Stengels niemals Wurzeln entständen, sondern stets nur an den Knoten. Das gleiche behauptet Mangin (1882. p. 317).

Wie nun schon einige erwähnte Monokotylen ein Meristem besitzen, welches deren sekundäres Wachstum in die Dicke bewirkt, so führen andere Monokotylen an gewissen Stengelteilen Gewebe, die lange Zeit bildungsfähig bleiben und die das „sekundäre Längenwachstum“ hervorrufen, nachdem die darüber liegenden Internodienpartien bereits die Streckungsphase durchgemacht haben. Solches Verhalten zeigen in erster Linie die Gräser, ferner auch die Commelinaceen. Sie weisen an der Basis ihrer Internodien ein Bildungsgewebe auf, das den Internodien apikalwärts immer neue Zellpartien hinzufügt. Es wird geschützt von der kräftigen Blattscheide, welche die mechanische Funktion der Sproßachse an dieser Stelle übernommen hat. — Von diesem, an der Basis der Internodien liegenden Bildungsgewebe ging ich nun aus, um es bei Stecklingen zur Bildung von Wurzeln zu veranlassen. Doch bei sämtlichen so behandelten Gräsern waren alle meine dahingehenden Versuche gänzlich erfolglos, mochte ich nun die Stecklinge in Sand, Erde, Moos oder in Nährlösung kultivieren (vgl. p. 29). Dagegen waren meine dahinzielenden Versuche bei verschiedenen Commelinaceen von Erfolg; stets reagierte mit internodialer Wurzelbildung Tradescantia fluminensis und Campelia zanonia (Spironema fragrans?). Hierzu hatte ich kräftig gewachsene, jugendliche Triebe von der verbreiteten Tradescantia fluminensis etwa 5 mm oberhalb eines Knotens abgeschnitten und diese Stecklinge mit der Internodienbasis flach in einen Topf mit gutgewaschenem Flußsand gepflanzt. Nach 10 Tagen traten an der unteren Zone des Internods, soweit es in der Blattscheide gesessen hatte, helle lichtbrechende Punkte auf; es waren die Anlagen der jungen Adventivwurzeln. Bald hatten sie dann auch seitwärts die Rinde durchbrochen und wuchsen schnell heran. In einigen Fällen durchbohrten sogar die dicht über der Schnittfläche sich bildenden Wurzeln diese direkt; sie suchten auf dem nächsten gangbaren Wege nach außen zu gelangen. Dies geschah besonders bei jenen Wurzeln, die vor den zentral verlaufenden Leitbündeln gebildet waren. Hier entstanden sie nur unmittelbar über der Schnittfläche, also in nächster Nähe der Außenwelt. Die große Mehrzahl der Wurzeln aber und alle die, welche in etwas höheren Partien die Rinde durchbrachen, entstanden stets vor peripherisch gelagerten Leitbündeln. Die dickeren Stecklinge von Campelia unterschieden sich noch dadurch, daß sie an ihrer Schnittfläche einen deutlichen Callus bildeten, den die Wurzeln durchbrachen, um dann meist direkt nach unten in den Sand zu gelangen. — Am meisten regenerationsfähig erwiesen sich diejenigen Stellen des Internodiums, die dicht über dem Knoten gesessen hatten; von da ab nahm die Regenerationsfähigkeit allmählich nach oben zu ab; sie erlischt zumeist an der Grenze der Blattscheide oder nicht weit darüber; nie aber geht sie über die untere Hälfte des Internodiums hinaus. Zur Regeneration fähig ist diese Zone auch nur solange, als ihre Zellen noch nicht zu alt sind. Junge Internodien vermögen deshalb auf einer breiteren Zone Adventivwurzeln zu bilden als ältere. Haben die Internodien aber erst ihr Längenwachstum eingestellt, so sind sie nach meinen Versuchen nicht mehr imstande, Wurzeln zu erzeugen.

Nun wurden von mir noch andere Versuche angestellt, um diese Pflanzen zu bewegen, auch Sprosse auf adventivem Wege zu bilden. Aber alle diese Versuche blieben ohne Erfolg. Zunächst wurden Stecklinge mit dem untersten Knoten in Sand gesteckt und unter einer Glasglocke feucht gehalten, nachdem der Kopftrieb und die Seitenknospen vorher entfernt worden waren. Die im Knoten schlummernden Beiwurzeln trieben aus, aber in der meristematischen Zone unter der Blattscheide wurden niemals Adventivsprosse regeneriert, mochte die Scheide nun belassen oder entfernt worden sein.

Durch ein anderes Experiment wollte ich versuchen, ob vielleicht die jungen Zellkomplexe an der Internodienbasis, welche eben zu Adventivwurzeln werden wollten, sich zu Sprossen umbilden ließen, wenn der Steckling hernach in inverser Stellung in Sand gepflanzt wurde. Zu diesem Zwecke wurden die bereits eingepflanzten Internod-Stecklinge nach ihrer Dekapitierung und nach der Entfernung ihrer normalen Seitenknospen immer nach gewisser Zeit umgekehrt, so daß sie nunmehr in inverser Stellung eingepflanzt waren. Es wurde darauf gesehen, daß alle möglichen Entwicklungsstadien der entstehenden Wurzelanlagen zur Umbildung hätten gelangen können, indem ich dazu sowohl Stecklinge verwandte, die nur wenige Tage mit der Internodienbasis in Sand gesteckt hatten und deren Wurzelanlagen eben erst im Zustande der ersten Zellteilungen sich befanden, als auch solche, bei denen schon äußerlich lichtbrechende Punkte sich als die Wurzelanlagen dokumentierten. Aber es ist den Stecklingen niemals gelungen, einen zur Wurzelanlage bestimmten Zellkomplex in einen Adventivsproß umzubilden. Auch die jüngsten Vegetationsherde vermochten dies nicht, obwohl die Stecklinge noch monatelang am Leben blieben. Die normalen Beiwurzeln des (apikalen) Knotens trieben zwar aus, sonst aber rief die Inversion einen vollständigen Stillstand in der Entwicklung der Stecklingsgewebe hervor. — Die gleiche Unfähigkeit zur Bildung von Adventivsprossen zeigten die Stecklinge von Campelia zanonia, einer anderen Commelinacee. — Bereits Goebel (1908 a, p. 179) weist darauf hin, daß „manche isolierte Internodien an Sproßachsen . . . . . wohl Wurzeln, nicht aber Adventivknospen bilden“ können. Ob es gelingt, die Internodien vor dem Abtrennen so zu beeinflussen, daß sie über die zur Bildung von Adventivsprossen erforderlichen Baustoffe verfügen, bleibt abzuwarten, scheint jedenfalls nicht unmöglich. Denn nach Goebel (1908 a, p. 187) ist „die Beschaffenheit des Regenerates abhängig von dem Zustand, in welchem sich die Pflanze zur Zeit der Regeneration befindet“. Die Qualität des Regenerats müßte sich also verändern lassen, wenn man die Ernährungsvorgänge rechtzeitig tiefgehend beeinflußt (l. c., p. 194). — Daß diese „unvollständige Regeneration“ trotz der Anwesenheit assimilierender Blätter auf das Fehlen sproßbildender Baustoffe zurückgeführt werden darf und nicht auf den Mangel an embryonalen Zellen, dafür scheint auch folgendes zu sprechen. Trennt man nämlich von einem knospenlosen, bewurzelten Steckling manch einer Pflanzenart die jungen Wurzeln an ihrer Basis ab, so regeneriert der an der Sproßachse verbleibende Wurzelstumpf bisweilen einen Adventivsproß. Solches gelang Doposcheg (1911. p. 33) bei Lycium, und mir an Blattstecklingen von Sansevieria (vgl. p. 89). Schnitt ich aber von knospenlosen Internodienstecklingen der Tradescantia fluminensis die Knotenwurzeln oder die Adventivwurzeln der Internodien ab, so vermochte der an der Sproßachse verbleibende Wurzelstumpf Sprosse nicht zu regenerieren. — Somit konnte ich bei Tradescantia weder die direkte

Umbildung einer Wurzelanlage in einen Sproß hervorrufen, noch die Bedingungen schaffen, welche dessen Bildung aus einem Sproß- oder Wurzelvegetationspunkt der sonst so regenerationsfähigen Commelinaceen veranlaßt hätten.

An Stecklingen von Tradescantia fluminensis, Callisia repens und Campelia zanonia wurden noch andere Versuche ausgeführt, welche das bisherige Resultat nur bestätigten. Gipste ich Knoten und Blattscheide ein, so war die Pflanze nicht imstande, an dem freien Teile der Internodien Wurzeln zu bilden, sondern der Steckling starb schließlich ab. Brachte ich älteren Internodien durch Längsschnitte, die tangential geführt wurden, Verletzungen bei, so verkorkte die Wunde durch Bräunung der Zellwände an beiden erstgenannten Arten, ohne Callus zu bilden; bei solchen von Campelia dagegen trat reichlich Callusbildung ein, welche dem hyperhydrischen Gewebe im Sinne Küsters glich. Doch bildeten sich an der verletzten Partie der in Sand gepflanzten Stecklinge keine Wurzeln.

Zum anatomischen Nachweis für den Entstehungsort der adventiven Internodialwurzeln bei Tradescantia fluminensis machte ich Querschnitte durch die Internodienbasis der Stecklinge, welche etwa eine Woche lang in Sand kultiviert waren. Das Pericykelgewebe war vorher schon als Stereomring, wenn auch nur schwach, differenziert worden, also kaum regenerationsfähig. Dagegen hatten sich fast vor jedem der im Stereomringe gelegenen Gefäßbündel durch Zellteilung ein Komplex von stark plasmatischen Zellen gebildet, deren Inhalt sich in Safranin lebhaft rot färben ließ Sie stellen somit die ersten Anlagen der Adventivwurzeln dar. Solche Herde können sich vor alle im Pericykel eingebetteten Gefäßbündeln bilden, auf der ganzen Zone, welche von der Blattscheide umschlossen wird. Auch vor den im Innern des Zentralzylinders verlaufenden Leitbahnen können solche Wurzelherde entstehen, jedoch hier nur dicht über der Schnittfläche. Diese wird dann von den jungen Wurzeln durchbrochen, die so direkt zur Außenwelt gelangen, ohne die Rinde durchbohrt zu haben. In höheren Partien innerhalb der Blattscheide waren dagegen adventive Wurzeln nur vor den vertikal laufenden, im Stereomringe eingebetteten, sogenannten „Anastomosen-Bündeln" gebildet worden. Näheres über den Bündelverlauf der Commelinaceen ist weiter unten (p. 57) gesagt worden. — Auch Längsschnitte ergaben, daß die Adventivwurzeln direkt vor einem vertikal verlaufenden Gefäßbündel gebildet waren, und, vor dessen Außenseite, unmittelbar dem Siebteil anlagen, ohne sich weiterer Anschlußbahnen zu bedienen, wie es die weiter unten geschilderten Knotenwurzeln gewöhnlich tun. Die Adventivwurzeln unterscheiden sich demnach von letzteren auch dadurch, daß sie stets unmittelbar vor einem senkrecht verlaufenden Gefäßbündel gebildet werden, während bei Tradescantia fluminensis die normalen Beiwurzeln eines jeden Knotens in der Nähe der wagerecht verlaufenden Achselsproßbündel gefunden werden.

An Mikrotom-Querschnitten durch die Internodienbasis der Stecklinge von Tradescantia fluminensis konnte ich die ersten Stadien der Zellteilungen für die junge Adventivwurzelanlage beobachten. Bekanntlich wird das Gefäßbündel von einer parenchymatischen Scheide umgeben, die bei den Monokotylen als ein Sonder-Pericykel angesehen werden kann. Diese kleinen, mit großen Zellkernen versehenen Parenchymzellen der Gefäßbündelscheiden, welche hier ohne Interzellularen aneinander grenzen,

werden auf der dem Siebteil vorgelagerten Partie plasmareich und teilen sich alle gleichzeitig durch Bildung einer tangentialen Scheidewand; diese läuft also der Außenwand der Mutterzelle parallel. Ob — wie bei adventiven Begonien-Sprossen — in einer einzigen Zelle die bildenden Kräfte zuerst ihre Wirkung zeigen, die Wurzelbildung also von nur einer Zelle ihren Ausgang nimmt, ist schwer festzustellen. Nach meinen Beobachtungen ist eine ganze Reihe von Parenchymzellen der Gefäßbündelscheide an der Wurzelbildung beteiligt. Diese dem Siebteil nach außen vorgelagerte Teilungszone grenzt mit ihrem einen Flügel bisweilen bis an ein Gefäß, während der andere Flügel des Teilungsbogens dann manchmal nur dem Siebteil bis zur Mitte vorliegt. Es hat dann den Anschein, als ob der Zellteilungsherd dem Gefäßbündel seitwärts vorgelagert sei. Indes wäre es wohl nicht richtig, anzunehmen, daß die Zellteilungen in solchem Falle von einem Reste des Gefäßbündelcambiums ihren Ausgang nähmen. Denn bei den Monokotylen bleibt bekanntlich nicht nur zwischen Sieb- und Holzteil keine teilungsfähige Zone übrig[1]), es kommt hier auch kein Reihencambium zustande; das primordiale Procambium verwandelt sich direkt in ein Dauergewebe (nach Haberlandt, 1909. p. 325), wenn auch das zwischen den fertiggestellten Gefäß- und Siebteilen liegende Gewebe bisweilen in radiale Reihen angeordnet ist und dadurch im Aussehen an das dikotyle Gefäßbündelcambium erinnert (nach Strasburger 1891. p. 358).

Daß dagegen bei den Dikotylen das Gefäßbündelcambium einen Einfluß auf die Zellteilungen bei regenerativen Vorgängen ausübt, ist von einer Anzahl Forscher behauptet worden. Beim Efeu entstehen die jungen Haftwurzeln, wie Trécul, Leitgeb, Regel und Franke angeben, „an der Seite eines Gefäßbündelstranges aus der Cambialregion unter Beteiligung der angrenzenden Parenchymzellen“[2]), also nicht außen vor dem Siebteil. Die Wurzelanlage an den Blattstecklingen von Begonia erfolgt nach Regel (1876. p. 468) seitlich an einem der dem peripherischen Kreise angehörigem Gefäßbündel, und zwar in dessen Cambialregion unter Beteiligung des Gefäßbündelscheide-Parenchyms. Auch Beinling (1879. p. 43) gibt an, daß der erste Schritt zur Neubildung einer adventiven Wurzel bei Peperomia-Blattstecklingen in der Cambiumzone des Gefäßbündels erfolge, so daß dann die Wurzelanlage dem Gefäßbündel seitlich aufsitze (vgl. Taf. V, Fig. 1). Hansen (1881. p. 184) dagegen berichtigt: Wohl liegt bei Begonia der Entstehungsort der Adventivwurzeln seitlich an einem peripherischen Gefäßbündel. Aber die Initialen der jungen Wurzeln sind nicht Cambiumzellen des Gefäßbündels, sondern eine oder mehrere Zellen des an diesem grenzenden Grundgewebes, und zwar solche, welche neben dem Cambium und dem Bastteil des Gefäßbündels liegen (Taf. VIII. Fig. 57). Die junge Wurzelanlage stellt dann einen Meristemhügel dar, der sich in seinem Wachstum zentrifugal vom Gefäßbündel entfernt. — Die Ansicht Hansens teilen auch van Tieghem und Douliot (1888. p. 566 ff.). Während Regel dem Faszikularcambium die Hauptrolle für die Wurzelbildung am Begonien-Blattstecklinge zuschreibt, ist es nach jenen Forschern die Gefäßbündelscheide, d. i. der Sonderpericykel, welcher allein die ganze Wurzel hervorbringt. Auch an Blattstecklingen von Peperomia sahen sie die Wurzeln aus einer

[1]) Ein sekundäres Wachstum der Gefäßbündel stellte Queva (1899) bei Gloriosa fest.

[2]) Ähnlich Wiesner 1891. p. 81.

Reihe (arc) von Pericykelzellen entstehen, soweit diese an der Seite eines Gefäßbündels liegen, an der Trennungslinie zwischen Holz- und Bastteil. Das Faszikular-Cambium liefert nur die Basis zum Zentralzylinder der Wurzel. Die Wurzel selbst geht gänzlich aus dem zum Gefäßbündel gehörenden Sonderpericykel hervor (p. 568). Zusammenfassend bemerken diese Forscher, daß die Adventivwurzeln an den Blättern in derselben Weise und am selben Orte entständen wie am Stengel, d. h. ganz aus dem Pericykel. Der Unterschied besteht nur in der Anordnung des Pericykels, welcher im Blattstiele ganz individuell jedes einzelne Gefäßbündel umgibt (p. 568).

Dieser Sonderpericykel in den Blattstielen ist nun nichts anderes als die Gefäßbündelscheide, wie wir sie in unseren Tradescantia-Stengeln am Internod fanden. Ich konnte somit feststellen, daß hinsichtlich der Regeneration von Adventivwurzeln an den Internodienstecklingen von Tradescantia fluminensis vollkommene Übereinstimmung herrscht mit den grundlegenden Untersuchungen van Tieghems. Wie im Knoten der Gesamtpericykel, so können im Internodium die Sonderpericykel die Regeneration von Wurzeln bewerkstelligen.

Nach diesen Vergleichen mit analogen Fällen adventiver Wurzelentstehung soll noch vergleichsweise ein Blick geworfen werden auf die Bildung adventiver Sprosse. Die von mir beschriebenen Adventivwurzeln an den Tradescantia-Internodien nahmen ihren Ursprung endogen aus einer Anzahl von Parenchymzellen. Die exogenen Adventivsprosse von Begonia dagegen entstehen nach Hansens Darstellung (1881. p. 187) aus einer einzigen Epidermiszelle, die sich dann gleichfalls tangential, also parallel zur Außenwand der Zelle teilt, und hierauf noch unzählige Teilungen eingeht. Dem aus den Teilungen dieser einen Zelle hervorgehenden Meristemhügel fällt ausschließlich der Aufbau des jungen Adventivsprosses zu, während die darunter liegenden Zellen sich nur soweit teilen, als es zur Bildung der Anschlußbündel für den Sproß erforderlich ist. — Die von mir an Aloë plicatilis beobachteten Adventivsprosse (p. 13ff.) konnten dagegen nicht aus Epidermiszellen hervorgehen, da diese bereits abgestorben waren, sondern sie entstanden aus den obersten intakten Zellen der Gefäßbündelscheide einer austretenden Blattspur.

Die Entstehung der Adventivwurzeln aus dem Leitbündelparenchym beruht einerseits wohl darauf, daß dieses Gewebe am längsten bildungsfähig geblieben ist und andererseits, daß es dicht neben den Baustoff-reichen Zellen liegt. Von Bedeutung ist vielleicht auch die damit verbundene, für die Wurzeln vorteilhafte Lagerung. Sie sitzen unmittelbar an den Leitungsbahnen, an welche sie ihre Gefäßbündel direkt anschließen können.

Das für Tradescantia fluminensis, Callisia repens und Campelia zanonia festgestellte Verhalten der Regeneration adventiver Wurzeln an der unteren Partie jugendlicher Internodien konnte ich auch für Tradescantia virginica und Dichorisandra thyrsiflora feststellen. Wahrscheinlich können auch noch andere Commelinaceen in derselben Weise Adventivwurzeln regenerieren.

Fragen wir aber nach der Bedeutung dieser Fähigkeit zur Wurzelregeneration an den Internodienbasen, so können wir nur sagen, daß die Pflanze in diesem Falle der Wurzeln bedurfte; ihre Erzeugung war möglich, — abgesehen vom Vorhandensein der nötigen Baustoffe und des Zustandes der Pflanze — dank der Anwesenheit von bildungsfähigen Zellen an der Internodienbasis. Keineswegs aber ist anzunehmen, — worauf im letzten

Teile dieser Arbeit (p. 101) gelegentlich der Blattstecklings-Versuche näher eingegangen ist — daß diese Zellen für eventuelle Wurzelbildung hier aufgespart worden seien. Dieser Fall tritt wohl in der freien Natur nie ein, denn zum Helfer in der Not hat ja ein etwa abgerissener Sproß (z. B. von Tradescantia fluminensis) seine latenten Knotenwurzeln, die unter günstigen Bedingungen sofort austreiben und jede anderweitige Wurzelregeneration von vornherein unterdrücken würden. Zudem sind ja auch diese meristematischen Internodienzellen nur im jugendlichen Zustande regenerationsfähig.

Die Bildung solcher Adventivwurzeln am Internodiengrunde suchte ich, wie schon vorher (p. 24) kurz bemerkt wurde, auch an verschiedenen Gramineen hervorzurufen. Schien doch grade ihr Internodium infolge des lang anhaltenden interkalaren Wachstums dazu besonders befähigt zu sein. Doch alle meine dahinzielenden Versuche schlugen fehl.

Ich bediente mich junger, noch sehr streckungsfähiger Internodien-Stecklinge mit mehreren Knoten, u. a. solcher von Saccharum officinarum, Zea Mais, Panicum plicatum und vor allem von Panicum variegatum. Die Stecklinge wurden in sorgfältig gewaschenen Quarzsand gepflanzt, nachdem die Wunde kurz abgetrocknet war. Gegen Eindringen von Fäulnisbakterien wurde sie mit Holzkohlenpulver bestäubt. Ein großer Teil der in Sand gepflanzten Stecklinge wurde dann noch unter einer Glasglocke in feuchter Luft kultiviert. Nichtsdestoweniger faulten die meisten Sprosse an ihrer weichen, meristematischen Streckungszone; oder es trocknete diese ein, wenn die Stecklinge weniger feucht gehalten wurden. Gipste ich den Knoten ein, um die latenten Wurzeln am Austreiben zu verhindern, so gingen trotzdem am Internodiengrunde keine Adventivwurzeln hervor, sondern die darüber gelegene, weiche Zone welkte und starb schließlich ab. Ein negatives Ergebnis lieferte auch eine Kultur in Nährlösung, der zur Fernhaltung der Fäulnisbakterien eine ganz schwache Karbollösung zugesetzt war. Ebenso schlugen meine Versuche fehl, junge Internodienpartien durch experimentelle Beeinflussung zur Wurzelbildung anzuregen. Durch Drehung oder Knickung der Halme von Panicum plicatum dicht über dem Knoten, durch welche ich hier eine lokale Stauung und Anreicherung von Baumaterial hervorrufen wollte — was sonst oft Wurzelbildung verursacht, — konnte ich keine Wurzelbildung am Internodium hervorrufen. — Verletzte ich junge Internodien von Zea Mais durch Querschnitte, so hypertrophierte zwar die jeweils äußerste unverletzte Zelle, indem sie sich in die Richtung zur Wunde stark verlängerte — wohl durch den nach Aufhebung der Gewebespannung entstandenen Gegendruck —, aber ein Callus bildete sich nicht, der etwa Wurzeln hätte erzeugen können. — Und doch wissen wir, daß das Internodiengewebe der Grashalme nicht unfähig ist, Callus und Wurzeln zu bilden. Seit den Beobachtungen von Prillieux (1853. p. 191) und Beijerinck (1885. p. 305) ist bekannt, daß mitunter auf den Internodien mittlerer und oberer Sproßpartien von Poa nemoralis eine Gallwucherung entsteht, welche aus einem Längsriß ein gescheiteltes, dichtes Wurzelgeflecht hervorbringt. Die Galle wird von einem Insekt hervorgerufen, das neuerdings von Roß und von Küster (1911. p. 116) als Mayetiola poae bezeichnet wird. Die Gallwucherung findet sich nur an der im Wachstum begriffenen Basis des Internods. Die Wurzeln entstehen hier — nach Beijerinck (1885. p. 326) — im Pericykel, welcher durch den Einfluß der Insektenlarve in erneute Zell-

teilungstätigkeit tritt. Wurden solche mit einer Galle versehenen Poasprosse als Stecklinge in die Erde gepflanzt und unter Glas gehalten, so wuchsen die Wurzeln an der Galle aus und übernahmen die Ernährung der jungen Pflanze. Wodurch mag nun diese Wurzelbildung veranlaßt sein? Nachdem durch den von der jungen Larve ausgeübten Reiz der Pericykel wieder in Tätigkeit getreten ist, wird das neuentstandene embryonale Gewebe als Anziehungszentrum der verschiedensten Nährmaterialien gewirkt haben, und so dürfte — nach Goebel (1908a, p. 227) und Küster (1903a, p. 326) — die lokale Anhäufung von Baumaterial die Wurzelbildung aus dem embryonalen Gewebe veranlaßt haben. — Ähnliche Gallbildungen, jedoch an unteren Stengelteilen der Internodien von Poa nemoralis werden nach Roß (1911. p. 201) von Mayetiola radicifica hervorgerufen; auch deren Gallen erzeugen Wurzeln, die aber rings um der Sproßachse entstehen und unregelmäßig verfilzt, also nicht gescheitelt sind.

Kapitel 4.

2. Wurzelbildung in der Sproßachse durch normale Beiwurzeln.

Die Bewurzelung der Sproßachse am Steckling geschieht bei einer zweiten Gruppe von Monokotylen durch normale Beiwurzeln. Diese entstehen frühzeitig aus primärem Gewebe, unfern vom Vegetationskegel, schlummern bisweilen aber latent unter der Rinde. In letzterem Falle werden sie erst durch geeignete Bedingungen zum Austreiben gebracht. Sie sind, wie Goebel (1883. p. 354) bemerkt, den „schlafenden Augen", den Ruheknospen zu vergleichen, welche nach ihrer Anlegung gleichfalls ihre Weiterentwicklung sistiert haben, aber die doch in einem entwicklungsfähigen Zustande verharren und weiter wachsen, wenn die dazu erforderlichen Bedingungen gegeben sind. Trécul hat bereits im Jahre 1846 solche latenten Wurzelanlagen bei einer Reihe von Pflanzen nachgewiesen und ihre Anatomie und Entwicklung studiert. Janczewski (1876) hat ihr Vorhandensein in den oberirdischen Sprossen von Schachtelhalmen festgestellt. Jede Seitenknospe legt hier eine Adventivwurzel an, die aber an den oberirdischen Teilen nicht zur Entwicklung gelangt. Letzteres kann aber — nach Goebel (1883. p. 355) — durch Feuchtigkeit und Dunkelheit hervorgerufen werden. Nach Ludwigs (1911. p. 424) werden bei Equisetum auch an allen Seitensprossen I. und II. Ordnung Wurzeln gebildet; sogar Sprosse V. Ordnung bewurzelten sich als Stecklinge. Die Entstehung der Equisetenwurzeln ist nach van Tieghem (1888. p. 561) exogener Natur. — Allgemein bekannt ist auch das Vorhandensein latenter Wurzeln in Weidenzweigen. Überhaupt treten solche Wurzelanlagen vielfach an Pflanzen auf, welche an feuchten[1]) Standorten wachsen. Vielleicht müssen wir den relativ hohen Wassergehalt der Pflanze als den die Wurzelbildung begünstigenden Faktor betrachten, wie ich näher schon p. 11 erörtert habe. Die Feuchtigkeit der Luft fördert dann auch ihre Weiterentwicklung, so daß solche „Luftwurzeln" häufig für die Pflanze unentbehrlich geworden sind. — Auf die Feuchtigkeit des umgebenden Mediums ist es wohl auch mit zurückzuführen, daß diejenigen Monokotylen, welche eine unterirdische Sproßachse besitzen, an diesen Rhizomen auf deren ganzer Ausdehnung oder auf deren Knoten lokalisiert, Wurzeln hervorbringen, während die oberirdischen vegetativen Organe

[1]) Vergl. Goebel 1908a, p. 171 u. 179.

dieser Pflanzen zur Wurzelbildung unfähig sind und damit für die Stecklingsvermehrung kaum in Betracht kommen. Weitere günstige Momente zur Wurzelbildung an Rhizomen sind ihr Reichtum an Baustoffen, da jene oft als Stärkespeicher fungieren. Daß aber die Anwesenheit von Baumaterial die Wurzelbildung fördert, ist bereits erwähnt worden. Ein nicht unbedeutendes Moment, wodurch das Rhizom als wurzeltragendes Organ geeigneter ist, als die oberirdische Sproßachse, bildet der Umstand, daß das Pericykelgewebe im Rhizom oft undifferenziert bleibt und dadurch relativ spät Wurzeln hervorbringen kann, während dieses Gewebe in oberirdischen Stengelpartien häufig frühzeitig als Stereomzylinder ausgebildet wird, um zur mechanischen Festigung der Sproßachse beizutragen. Wir können deshalb auch beobachten, daß Monokotylen, welche geschützte Standorte oder feuchte Lokalitäten bewohnen, vielfach Wurzeln in oberirdischen Sproßpartien anlegen, während andererseits xerophil gebaute, auf trockenen Standorten[1]) wachsende Pflanzen das ganze Pericykelgewebe zur Bildung eines Stereomsgürtels aufgebraucht haben, ohne lokal ein wurzelbildendes Gewebe zurückzulassen. In der Tat verfährt die Pflanze in solchen Fällen oftmals durchaus ökonomisch. Sie vermeidet die unter den entsprechenden Verhältnissen gänzlich zwecklose Anlegung von Beiwurzeln in oberen Stengelteilen. — Dagegen sind stets die untersten Partien des Stengels an allen monokotylen Keimpflanzen, die ja auch zumeist geschützt in der Erde geborgen sind, mit Beiwurzeln besetzt. Der Grund hierfür ist die Unfähigkeit der Monokotylenwurzeln, sekundär in die Dicke zu wachsen; sie stellen vielmehr nach bestimmter Zeit ihre Tätigkeit ein und müssen durch andere Wurzeln ersetzt werden. Zudem stellt der kräftiger werdende Stamm immer neue Anforderungen an die Wurzeln. Wenn dann die ersten Wurzeln des Epikotyls den Anforderungen nicht mehr genügen, so erzeugt der Stengel in akropetaler Reihenfolge neue Wurzeln, die auch infolge der besseren Nährstoffzufuhr durch die bereits gekräftigte Pflanze immer stärker werden. Man kann dies ebensogut an einer jungen Getreidepflanze, wie an einem Pandanusstamm beobachten. Da die Primärwurzel frühzeitig ihr Wachstum einstellt, so legen bereits die Embryonen im Samen gewisser Pflanzen am Epikotyl Beiwurzeln an. Falkenberg (1876. p. 85 u. 100) und Mangin (1882. p. 283) haben dies für Canna und Triticum, sowie für andere Gramineen[2]) festgestellt. Entfernte ich an einem keimenden Gerstenkorn das Würzelchen an seiner Basis durch einen Rasiermesserschnitt, so trieben sofort die am Epicotyl bereits angelegten Beiwurzeln aus.

Die Wurzeln der Monokotylen können also im allgemeinen aus ihren älteren Wurzelpartien keine adventiven Wurzeln regenerieren, wozu hingegen schnellwachsende Dikotylen nach Beobachtungen Nolls (1907) fähig sind; sondern alle später austreibenden Wurzeln entspringen der Sproßachse.

Die Beiwurzeln werden bei der großen Mehrzahl der Monokotylen frühzeitig angelegt. Alle später bei diesen noch hervorbrechenden Wurzeln haben latent im Stamme geruht. Alle diese „normalen Beiwurzeln" der Sproßachse werden bei den Monokotylen aus den äußersten Zellen des Pericykels gebildet und zwar, wie van Tieghem und H. Douliot (1888) endgültig festgestellt haben, aus primärem Gewebe unweit des Vegetationskegels. Älteres Gewebe der Sproßachse der hierher gehörenden Pflanzen

[1]) Ähnlich vergl. Goebel 1908 a, p. 29.

[2]) Vergl. Abb. in Engler-Prantl: Nat. Pfl.-Fam. Gramineae; p. 11. Fig. 6. F u. L (nach Sachs, Lehrb.).

ist dagegen nach meinen Untersuchungen nicht imstande, Wurzeln zu regenerieren. Sämtliche Wurzeln der Monokotylen sind daher endogener Natur; die einzige Ausnahme bilden die sehr früh angelegten „Augenwurzeln" gewisser Ophryideen.

Alle in diesem Abschnitte behandelten Stecklinge, die unmittelbar aus der Sproßachse selbst — nicht aus Seitenknospen — Wurzeln treiben, müssen Wurzelanlagen bereits vor ihrer Stecklingsbildung führen. Daher sind von diesen nicht alle Regionen der Sproßachse in gleicher Weise zur Stecklingskultur brauchbar, vielmehr nur die, welche latente Wurzelanlagen bergen. Die einzelnen Arten einer Gattung verhalten sich darin oft ganz verschieden; sie haben sich den einzelnen Lebensbedingungen auch hierin angepaßt. Bei manchen Monokotylen weist die oberirdische vegetative Sproßachse auf ihrer ganzen Ausdehnung Wurzelanlagen auf; oder diese treten zwar auf der ganzen Länge der Sproßachse, aber lokalisiert auf einer (Ventral-) Seite auf. Bei anderen ist nur die untere, basale Partie des oberirdischen Sprosses bis zu einer gewissen Höhe mit Beiwurzeln versehen. Oder aber es ist die Wurzelbildung am Stamm auf gewisse Zonen lokalisiert; so bildet eine große Anzahl Monokotylen Wurzeln nur am Knoten. Einige Arten können Beiwurzeln aus allen Knoten der vegetativen Sproßachse, also auch aus den obersten treiben, andere wiederum vermögen solche nur aus den unteren Partien bis zu einer bestimmten Höhe zu bilden. Schließlich kann Wurzelbildung auch nur an Endtrieben auftreten. — Nach dieser Gruppierung hinsichtlich der Beiwurzelbildung, wie sie ähnlich bereits Mangin (1882) aus Zweckmäßigkeitsgründen vorgenommen hat, sollen die einzelnen Pflanzen in folgenden Abschnitten besprochen werden.

a) Wurzelanlagen auf der ganzen Ausdehnung der Sproßachse.

An unterirdischen Sproßachsen, den Rhizomen, ist eine allseitige Wurzelbildung auf ihrer ganzen Ausdehnung vielfach zu beobachten, wofür Polygonatum verticillatum oder Paris quadrifolia nur als Beispiel angeführt sein mag[1]). In oberirdischen Sproßteilen ist naturgemäß solche Wurzelbildung selten anzutreffen. In den wenigen Fällen, in denen dies geschieht, können diese Sproßachsen nach Lindinger (1909. p. 247) teilweise von „wieder aufgerichteten Rhizomen abgeleitet werden". Die hier zu nennenden Stämme von Vellozia, Prionium und auch von Pandanus sind auf eigenartige Weise entstanden und daher ganz anders zu bewerten als z. B. die Stämme von Dracaena.

Die eigentliche Sproßachse eines Vellozia-Bäumchens, von denen Lindinger in der „Gartenflora" (1908. p. 309 und p. 377) je ein älteres aus Brasilien importiertes Exemplar abbildet, hat nach Angabe des Autors einen Durchmesser von 6 mm. Der dicke Scheinstamm wird gebildet durch unzählige, drahtige Wurzeln, die in der Blattkrone unmittelbar unter dem Vegetationskegel entstehen, die Blattscheiden durchbohren und hier dicht an den Stamm geschmiegt hinabwachsen. Am Stammgrund laufen die Wurzeln auseinander und verteilen sich zur Nahrungsaufnahme im Boden. Da diese Pflanzen heiße Standorte bewohnen, drängen sich die jungen Wurzeln unter dem Schutze der stehenbleibenden Blattreste weiter unten zwischen die älteren und bilden so ein zähes Geflecht, das zur Festigung des Schein-

[1]) Ausführliches hierüber besonders in den Arbeiten Raunkiärs.

stammes wesentlich beiträgt. — Die Beiwurzeln entstehen, wie bereits Mangin (1882. p. 316) angibt, in der Mitte auf der Fläche des dreikantigen Stengels; sie bilden infolgedessen drei Längszeilen am Stamme.

Ich stellte nun Stecklinge her von Vellozia elegans (= Barbacenia candida); sie reagierten sehr langsam. Immerhin bewurzelte sich ein Teil von ihnen, indem Wurzeln unmittelbar unter dem Vegetationskegel den Stamm durchbrachen. Die älteren Wurzeln dagegen, welche bereits die Rinde durchbohrt hatten, stellten an meinen Stecklingen ihr Wachstum ein; sie bildeten auch keine Seitenwurzeln. Auch der Stamm konnte keine Adventivwurzeln an seinen älteren Teilen regenerieren, da der Pericykel bereits verholzt war. Stecklinge von solchen älteren Stammpartien gingen stets zugrunde.

Den Vellozien ähnlich ist der Habitus von Prionium serratum Drège. Bei dieser Juncacee ist gleichfalls der Stamm innerhalb der Blattreste von einem Geflecht von Wurzeln bedeckt, die ähnlich wie bei Vellozia entstehen. Seitentriebe von oberen Stammteilen wurden erfolgreich als Stecklinge kultiviert. — Trotz des xerophilen Habitus' lieben beide Arten die Feuchtigkeit. Dieser Umstand wird auch die Wurzelbildung ermöglicht haben. Nach Lindingers Angaben (1908. p. 376) bewohnen die Vellozien regenreiche Lokalitäten. Die langen Wurzeln erstrecken sich in immer feuchte Bodenschichten, die „förmlich wie ein Schwamm" mit Wasser durchtränkt sind. Und Prionium serratum bewohnt nach Buchenau (1888. p. 5) die Ränder der Bäche und Flüsse des Kaplandes; es bildet hier oft so dichte Massen, daß diese den Abfluß des Wassers hemmen.

Unter den Bromeliaceen bildet Puya chinensis einen mehrere Meter hohen Stamm, der stark negativ geotropisch ist (nach Wittmack. 1888. p. 33). Lindinger dagegen betont (1908. p. 308), daß der Stamm dieser Bromeliaceen am Boden dahinkriechc, ohne neue Wurzeln zu schlagen und nur in der Kultur künstlich aufgerichtet werde. In der Rinde der Pflanze verlaufen — nach Lindinger (1908. p. 371) — den ganzen Stamm entlang zahlreiche Wurzeln, die an der Stammbasis die Pflanze am Boden befestigen. Die rindenläufigen Stammwurzeln sind dagegen nach Angabe von Lindinger und Jörgensen zum Weiterwachsen unfähig; deshalb verliefen auch die Stecklingsversuche Lindingers mit Puya ergebnislos. Leider standen mir Stämme dieser Pflanze für Untersuchungszwecke nicht zur Verfügung. Wenn man indes von Vellozia einen Schluß ziehen darf, so scheint es nicht unwahrscheinlich, daß beblätterte Kopfstecklinge von Puya sich bewurzeln und anwachsen werden, wenn der Steckling derjenigen Stammpartie entnommen wird, an der Wurzeln noch nicht ausgetrieben sind.

Auch die Pandanaceen sind Bewohner feuchter Lokalitäten. Sie legen auf der ganzen Ausdehnung ihrer vegetativen Sproßachse Wurzeln an, soweit ich von den untersuchten Gewächshauspflanzen schließen kann. Als „Bewohner des Meeresstrandes und der Sümpfe haben sie ein auf breiter Basis ruhendes Gestell von Stelzwurzeln um so nötiger, als der Stamm sich nach unten zumeist stark verjüngt." Denn Pandanus besitzt kein sekundäres Dickenwachstum. Der von Strasburger festgestellte, lokal begrenzte Sekundärzuwachs ist für die Struktur des Stammes nicht von Bedeutung. Zur Unterstützung der dünnen, die verzweigte Baumkrone tragenden Stammbasis wachsen deshalb Stützwurzeln zur Erde. Der Stamm von Pandanus utilis ist freilich — nach Haberlandt (1910. p. 66) — an seiner

Basis dicker als weiter oben. Die Stützwurzeln sind in diesem Falle auch nur schwach entwickelt und treten in nur relativ geringer Höhe über dem Boden auf. — Immerhin mag das untere Drittel des Stammes, bis zu 3 m Höhe, mit Stelzwurzeln versehen sein, soweit die Figur 5 und Tafel XII seiner „Tropenreise" einen Schluß zulassen. Vermutlich sind Beiwurzeln auch noch weiter hinauf latent vorhanden. Anders dagegen ist die Verteilung der Wurzeln an den Zweigen von Pandanus labyrinthicus, dessen verzweigte Äste sich bis zu 3 m über dem Boden erheben. „An allen Stellen, selbst knapp unter den Blattschöpfen, entspringen ihnen die zahlreichen Stelzenwurzeln" (Haberlandt. 1910. p. 68, Fig. 6). Diese gelangen zur Erde und bewirken, daß der betreffende Zweig sich nunmehr zur selbständigen Pflanze entwickelt. — Anderseits freilich bedingt die Feuchtigkeit des Standortes allein durchaus noch nicht die Bildung von Stelzenwurzeln. So berichtet z. B. Koorders (1911. p. 74), daß der „oft mitten in metertiefem Wasser lebende Pandanus bantamensis Kds." weder am Stamm Stelzwurzeln, noch an den Zweigen herunterhängende Wurzeln aufweist. — Unter den der Wurzel ungünstigen Bedingungen treten naturgemäß am Pandanusstamm nur wenig Wurzeln hervor. So beobachtete Lindinger (1911. p. 17), daß die Stämme der Schraubenbäume auf Teneriffa infolge der dort herrschenden Lufttrockenheit nur wenig Stelzwurzeln zeigten, die auch nur in geringer Höhe am Stamm hervortraten. Aber wenn auch am Pandanusstamme Wurzeln äußerlich nicht erkennbar sind, so sind sie — nach meinen Untersuchungen zu schließen — doch angelegt worden und nur in latentem Zustande unter der Rinde verborgen geblieben. Durch günstige Bedingungen können sie zum Austreiben gebracht werden. Oftmals kann man auch schon ihr latentes Vorhandensein an gewissen Wülsten feststellen, welche an kräftigen Stämmen von Pandanus utilis oft einen Durchmesser von über 6 cm haben und sich über eine ganze Anzahl Internodien erstrecken; ich zählte bisweilen 10 Internodien über einem latenten Wurzelwulst.

Daß die Wurzeln in oberen Sproßpartien von Pandanus im normalen Verlauf nicht erst auf Bedarf neu gebildet werden, sondern bereits frühzeitig aus primären Geweben hervorgehen, davon kann man sich leicht an Querschnitten aus diesen oberen Sproßpartien überzeugen. Ich stellte Querschnitte her durch dickere und dünnere Zweige von Pandanus Veitchii. Wurzeln fand ich in allen untersuchten Sproßachsen angelegt, wenn auch meist recht zerstreut und stets in gewissem Abstande voneinander, der bisweilen mehrere Zentimeter betragen kann. Zumeist war in einer Schnittebene auch nur eine einzige Wurzel angelegt. Ich konnte nicht feststellen, daß ihre Stellung zur Achselknospe oder zum Blattansatz in Beziehung stand. Die Wurzel konnte sowohl einer Knospe gegenüber sitzen, als auch in ihrer nächsten Nähe sich befinden. Zumeist aber war sie ein Drittel des Umfanges von ihr entfernt. — Die Anlage der Wurzeln erfolgt stets im Pericykel, und zwar sind an der Bildung einer Wurzel eine ganze Anzahl benachbarter Zellen beteiligt. Meine Untersuchungen bestätigen aufs neue die Angaben van Tieghems (1888. p. 509), daß bei Pandanus Veitchii der „arc rhizogène" sehr breit ist und oft aus 30—40 Zellen besteht; er geht aus der äußersten Schicht des Pericykels hervor. Alle diese Zellen gehen, wie ich feststellen konnte, zur Wurzelbildung eine Anzahl tangentialer Teilungen ein; diese sind in der Mitte am lebhaftesten. Es bildet sich jedoch auch später keine einzelne Initialzelle aus, sondern ein ganzer Komplex von

Mutterzellen gliedert nach beiden Seiten in radialer Richtung immer neue Zellen reihenweise ab, Reihen, die weiter ab vom Bildungsherd sich immer mehr verlieren und einerseits die Haube, anderseits den Zentralzylinder der Wurzeln bilden. Die Wurzelbildung erfolgt also nach dem Typus, der für Pisum, Vicia u. a. gilt, und der z. B. von Haberlandt (1909. p. 82) in Fig. 20 in seiner Physiol. Pflanzenanatomie dargestellt ist.

Da nun die Pandanus-Pflanze in allen Sproßteilen über latente Wurzelanlagen verfügt, die sie im Bedarfsfalle nur mobil zu machen braucht, so wollte ich doch feststellen, ob trotzdem das Pericykelgewebe auch später noch regenerationsfähig bleibt. Nachdem an Stecklingen von Pandanus Veitchii die latenten Wurzeln an der unteren Stammpartie ausgetrieben waren, wurden die Wurzeln an ihrer Basis durch Abreißen entfernt und die Sprosse von neuem als Stecklinge behandelt. In einigen Fällen konnte ich feststellen, daß an der Basis der entfernten Wurzel, rechts und links von ihr, je eine neue Wurzel regeneriert wurde und zwar wieder aus dem Pericykel. In einem anderen Falle war in der Schnittebene der entfernten Wurzeln, dieser gegenüber, eine neue Wurzel angelegt worden. Daraus erhellt, daß der Pericykel von Pandanus noch längere Zeit bildungsfähig bleibt und bei Bedarf Wurzeln regenerieren kann; das ist zugleich eine weitere Bestätigung der Angaben Strasburgers, daß der Pericykel im Bedarfsfalle erneut in Zellteilungstätigkeit tritt. Meine Versuche widersprechen demnach den Angaben Lindingers (1908. p. 372), welcher betont, daß Pandanus außer den latent angelegten keine Wurzeln neu bilden kann, „d. h. keine Wurzeln, die nicht auch ohne Zerteilen der Pflanze entstanden wären."

Daß sein Pericykel längere Zeit regenerationsfähig bleibt, hat der Pandanusstamm mit dem der Palmen gemeinsam. Ja, die Art und Weise der Stelzwurzelbildung von Iriartea wird geradezu als nach dem Pandanustyp gebildet angegeben. Es ist bereits p. 19 darauf hingewiesen worden, daß Iriartea und Chamaedorea vielleicht auch schon normale Beiwurzeln, wenn auch latent aufweisen, und daß sie demnach an dieser Stelle anzuführen wären.

Während aber bei Pandanus die Knoten dicht beisammen saßen, so daß es kaum kenntlich war, ob die Wurzeln am Knoten oder am Internodium entstanden sind, weisen unter den Pandaneen die lianenartig kletternden Freycinettia-Arten in der Nähe des Knotens, aber auch weiter davon entfernt, am Internodium, Wurzeln auf. Diese sind — nach Went (1893. p. 45) — bei Freycinettia Bennettii und F. javanica zunächst nicht geotropisch und als Haftwurzeln ausgebildet; bei letzterer wenden sich später einige der Wurzeln zur Erde, um als Nährwurzeln zu dienen. Ob die Wurzeln rings um den Stengel sitzen oder ob sie einseitig angelegt werden, ist mir nicht bekannt. — Zweifelsohne aber lassen sich von Freycinettia ebenso wie von Pandanus auch die oberen Partien der Sproßachse zur Stecklingsvermehrung benutzen.

In derselben Weise wie der Pandanusstamm wird auch der etwa fußlange Stamm der Liliacee Laxmannia (z. B. L. grandiflora) von langen Beiwurzeln in der Luft gehalten (nach Velenovsky. II. p. 378.)

Ähnlich wie Pandanus bergen auch die Stämmchen verschiedener Araceen latente Wurzelanlagen in ihren Sproßachsen. Die Wurzeln sitzen auch hier über die ganze oberirdische vegetative Sproßachse verteilt, ohne

auf eine bestimmte Seite lokalisiert zu sein. Es sind bei diesen Araceen, wie Aglaonema u. a., die Internodien deutlich ausgebildet und mehrere Zentimeter lang. An beliebigen Stellen der Internodien sind nun hier latente Wurzelanlagen in mäßigem Abstande voneinander anzutreffen. Sie entstehen aus primärem Gewebe im Pericykel, unweit vom Vegetationskegel. Das Pericykelgewebe ist parenchymatisch und weist keine sklerotischen Elemente auf. Der ganze anatomische Aufbau des Sprosses erinnert an Rhizome, und es ist nicht unnatürlich, wenn man ähnliche oberirdische Sproßachsen von „wieder aufgerichteten Rhizomen" abgeleitet hat (vgl. Lindinger, 1909. p. 247 und Went, 1893. p. 64). Doch brechen die latenten Wurzeln normalerweise nicht hervor; das geschieht jedoch sofort nach Knickung der Sproßachse oder nach deren Verletzung, mit anderen Worten also nach Stauung der hinabsteigenden Baustoffe. Pflanzte ich Stecklinge, so trieben die latenten Beiwurzeln sofort aus, um die Ernährung des neuen Individuums zu übernehmen. Dieses Verhalten zeigten: Aglaonema simplex, Dieffenbachia picta, Schismatoglottis rupestris (Zoll. et Mor.), Anthurium scandens und Alocasia macrorhiza. Bei dieser letztgenannten können wohl auch die Beiwurzeln des Stammes an der unverletzten Pflanze austreiben und dann als „Luftwurzeln" bei nötiger Feuchtigkeit zur Erde gelangen (vgl. Engler, 1889. p. 138, Fig. 88).

Kapitel 5.

b) Wurzeln einseitig lokalisiert;

α) Dorsiventralität jedoch umkehrbar.

Andere Araceen besitzen Sproßachsen von dorsiventralem Bau. Obwohl auch bei diesen der Pericykel nirgends fehlt, so werden doch im allgem. nur auf der ventralen Seite Wurzeln ausgebildet. Nach Beijerinck (1887. p. 24) ist dies vorwiegend die Folge der Schwerkraft, welche das junge Pericykelgewebe der Unterseite der horizontal fortwachsenden Endknospe beeinflußt und daraus schon sehr frühzeitig eine durch kräftige Zellteilung sich von dem Pericykel der oberen Rhizomseite unterscheidende „rhizogene Schicht" bildet.

Einen Übergang von der vorigen Gruppe zu dieser bilden die Sproßachsen von Acorus calamus. Da das Rhizom nicht in der Erde wächst, sondern auf ihr entlang kriecht, so ist nur seine Unterseite mit Wurzeln versehen. Diese entstehen am Sproß in eigenartigen Zickzacklinien; jede Schrägzeile geht über zwei Internodien hinweg in die Richtung auf den Achsensproß zu. Kräftige Rhizome zeigen dies deutlicher (s. Fig. 2). Zweifellos steht diese eigenartige Anordnung der Wurzeln in Beziehung zum Achselsproß. Trotz dieser auffälligen Anfügung konnte ich in der Literatur nur wenig Angaben darüber finden. Falkenberg (1876. p. 108) beschreibt den anatomischen Aufbau des Rhizoms. Nach seiner Darlegung setzt sich „das Skelett der Beiwurzeln in normaler Weise an die Blattspurstränge" auf der Unterseite an. Eingehender äußert sich hierüber Mangin (1880. Zitiert nach Referat). Er hat erkannt, daß das Wurzelnetz nicht in allen Teilen des Rhizoms gleichmäßig entwickelt ist: „Am stärksten in einer schief gerichteten, von einer Knospe zur nächst höheren verlaufenden Linie. In ihrem Verlaufe zu dieser Knospe hin drängen sich die Bündelanastomosen zusammen und nehmen fast parallele Richtung an. Und während ein Teil derselben in eine Knospe eintritt, vereinigt sich der andere Teil mit dem Netze der Gegenseite." „Auf

der Unterseite des Rhizoms ist das »Wurzelnetz« (= Gefäßbündelanastomosen. Bem. des Verf.s) wegen der zahlreichen Adventivwurzeln, die demselben hier entspringen, schwer zu isolieren". Zur Untersuchung dieser schwierigen Verhältnisse machte ich nun Serienschnitte durch ältere und jüngere Teile der Sproßachse; daneben bediente ich mich des Mazerationsverfahrens (Kochen in Kalilauge).

Querschnitte durch die jüngsten Sproßpartien unmittelbar unter dem Vegetationskegel zeigten das Pericykelgewebe noch in Zellteilung begriffen. Es umschloß ringsum den Zentralzylinder; auf seiner Unterseite hatten sich bereits einige kugelige Wurzelherde gebildet, die durch ihren lichtbrechenden, stark plasmatischen Inhalt hervortraten. Sie entstanden, wie bereits van Tieghem (1888. p. 506) angibt, aus Zellen der äußeren Pericykelschicht. Und, was wichtiger ist, Gefäßbündelanastomosen sind hier noch nicht gebildet; isoliert, ohne Gefäßbündelanschluß liegen die kleinen Wurzelanlagen im Pericykel. Bald darauf aber, nachdem die übrigen Gewebe differenziert und erstarkt sind, treten die Gefäßbündel miteinander in Kommunikation. Und zwar sind es nur die an der Peripherie des Zentralzylinders gelegenen Bündel, welche im Pericykel durch senkrecht zur Längsachse, aber auch durch schräg verlaufende Bündel miteinander anastomosieren. Diese Anastomosen finden sich auch oberseits, auf der Ventralseite sind sie jedoch stärker ausgebildet. Hierdurch entsteht nach de Bary (1877. p. 279) „ein verwickeltes Netz, an welchem es bei der sorgfältigsten Zergliederung eines mazerierten Stammes unmöglich ist, ein Bündel mit Sicherheit eine auch nur kurze Strecke weit zu verfolgen." An diesem Anastomosennetz von Acorus sind nach de Bary (p. 323) in erster Linie die Bündel des axillaren Seitensprosses beteiligt, die nur an der Oberfläche des Zentralzylinders im Hauptsproß bleiben und, reich verästelt, sich weit nach abwärts ausbreiten. So bilden sie, mit den Bündeln der Zylinderoberfläche verflochten und stellenweise vereinigt, ein dichtes, gegen die Rinde scharf abgesetztes Stranggeflecht. Auf der Unterseite treten dann auch noch die reichen Verästelungen der Wurzel hinzu (de Bary. p. 328), so daß es in der Tat fast unmöglich ist, am fertigen Sproß die Bündel auseinander zu halten. Durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, die in den jüngsten Teilen der Sproßachsen begannen, habe ich jedoch feststellen können, daß bei Acorus calamus zunächst unweit des Vegetationskegels auf der Unterseite des Sprosses aus äußeren Pericykelzellen sich Wurzelanlagen bilden, die später sich an die benachbarten, in der Peripherie des Zentralzylinders längs verlaufenden Bündel anschließen. Diese peripherischen Bündel führen z. T. zum Achselsproß und geben die in der Hauptsache verbleibenden Bündel ab. Außerdem sind die Gefäßbündel hier durch zahlreiche Queranastomosen miteinander verbunden. Vor diesem Netze, mit dem bereits die Anschlußbahnen der jungen, schon vorhandenen Wurzelanlagen verflochten sind,

Fig. 2. Acorus calamus. Rhizom-Unterseite mit Wurzeln.

werden dann noch neue Wurzeln aus dem immer noch tätigen Pericykelgewebe gebildet. Da nun dieses Maschenwerk von Bündelanastomosen, wie es uns auf tangentialen Längsschnitten durch den Pericykel entgegentritt, direkt auf den Achselsproß zuführt, so müssen die hieran anschließenden Wurzeln eine zur Achselknospe führende Schrägzeile bilden. Weil ferner aber nicht alle peripherischen Gefäßbündel in die Achselknospe führen, sondern weil sich ein Teil von ihnen zur nächst höheren Achselknospe auf der anderen Seite gegenüber wendet, so kommt es, daß immer eine neue Wurzelzeile noch vor dem Ende der vorigen von dieser abbiegt und sich — über dem Maschenwerk der Bündel verlaufend — zur gegenüberliegenden Achselknospe im nächst höheren Knoten wendet[1]) (s. Fig. 2; vgl. auch Abb. bei A. Meyer 1892. p. 77. Fig. 326, Teilfig. C). Am mazerierten Rhizom konnte ich oft feststellen, daß ein Gefäßbündel aus dem Seitensprosse die Hauptachse eine kurze Strecke im Pericykel durchlief und dann nach Einschaltung kurzer Tracheiden in eine Wurzel eintrat, ohne in der Sproßachse weiter basalwärts zu verlaufen. Bisweilen saßen auch mehrere Wurzeln hintereinander an einem einzigen kräftigen, zum Seitensproß führenden Bündelstrang, dessen Anastomosen mit den Nachbarbündeln beim Herausnehmen sofort zerrissen, während er selbst sich bis in den Seitensproß verfolgen ließ. Damit soll nicht behauptet werden, daß die Gefäßbündel der Achselknospe ursprünglich mit den Wurzelsträngen in direktem Zusammenhange gestanden hätten: dies trat vielmehr erst nachträglich ein. — Merkwürdig aber ist, daß die Wurzeln auch dann in der auffallenden Stellung in Schrägzeilen am Sproß auftreten, wenn die Achselknospe gar nicht austreibt, so daß hier schwerlich „das Bedürfnis als Reiz" gewirkt haben kann.

Trotzdem aber an normal auf dem Schlamm der Gewässer wachsenden Rhizomen die Wurzeln fast nur auf der Unterseite gebildet werden, so ist die Dorsiventralität der Sproßachse doch nicht fixiert. Schon Mangin erwähnt, daß bisweilen auch auf der Oberseite der Sprosse Wurzeln auftreten. Ich selbst fand jedoch an normal wagerecht auf dem Schlamm wachsenden Rhizomen Wurzeln nie anders als unterseits inseriert; auch latent fand ich oberseits keine angelegt. Da jedoch auch auf der Dorsalseite des Rhizoms die Pericykelzellen, sowie die Gefäßbündelanastomosen ebenso vorhanden sind wie auf der Unterseite, so schien hier Wurzelbildung nicht unmöglich zu sein. Ich suchte daher experimentell die Bildung von Wurzeln auch auf der Oberseite zu erzielen.

Dazu pflanzte ich Sprosse unter Wasser vertikal in den Schlamm ein. Nun bildeten sich zwar an den bisher differenzierten, älteren Partien der Sproßachse keine Wurzeln weiter, als die, welche bereits auf der Ventralseite angelegt waren. Die neu hinzuwachsenden Partien des Rhizoms aber gaben zunächst ihre Dorsiventralität auf und erzeugten Wurzeln hier rings um die Sproßachse herum. Drehte ich dagegen das normal horizontal wachsende Rhizom um 180 Grad um seine Längsachse, so daß also die ursprüngliche Dorsalseite jetzt nach unten kam, so bildete diese auf den neu hinzuwachsenden Sproßpartien Wurzeln, während die nunmehr obenliegende, ursprüngliche Ventralseite am Zuwachs keine Wurzeln mehr hervorbrachte. Bei diesem letztgenannten Versuch gingen aus den älteren, ursprünglich dorsalen, später ventralen Partien, die vor der Umkehr schon differenziert waren, keine Wurzeln mehr hervor; der Pericykel war also hier nicht mehr bildungsfähig.

[1]) Beijerinck (1887. p. 29) gibt allgemein an, daß die Strombahnen der plastischen Nahrung die Stellen der Wurzelbildung unzweifelhaft beherrschen.

Kapitel 6.

β) Dorsiventralität nicht umkehrbar.

Diese Versuche an Acorus zeigen nun, daß die Dorsiventralität der Sproßachse nicht fixiert, sondern umkehrbar ist, daß man es also in der Hand hat, auf der gewünschten Seite am hinzuwachsenden Sproßstück Wurzelbildung hervorzurufen.

Andere Araceen scheinen in dieser Beziehung nicht mehr so plastisch zu sein. Bei Pothos celatocaulis ist es mir nie gelungen, auf der Dorsalseite an der neu hinzuwachsenden Partie Wurzeln hervorzulocken. Der vegetative Teil der Sproßachse, der als Jugendform ausgebildet ist (vgl. Goebel. 1898. p. 136), klettert an Baumstämmen empor; er vermag dies durch Wurzeln, die nur auf der Ventralseite auftreten. An kräftigen Sprossen sind sie auch auf der ganzen Länge der Internodien entwickelt. Sie treten sehr früh auf, dicht unter dem Vegetationskegel, meist noch vor der Entfaltung des benachbarten Blattes. Zuerst brechen unmittelbar unter dem Knoten zwei Wurzeln hervor, dann noch einige dicht unter diesen; weiter nach unten am Internod nimmt ihre Anzahl und ihre Größe bedeutend ab; die untere Hälfte des Internods ist sogar oft wurzelfrei. Erst unmittelbar über dem nächst unteren Knoten erscheinen wieder einige Beiwurzeln. — Die Kletterwurzeln am Internodium sind alle übereinander inseriert, so daß sie fast eine grade Linie bilden. Unmittelbar unter dem Knoten stehen sie in geringerem Abstande; auch können hier mehrere Reihen nebeneinander gebildet sein. — Im Knoten selbst, bzw. unmittelbar darunter sind stets zwei Wurzeln inseriert, welche in einer Querschnittebene stehen; ihre Anlegung erfolgt ziemlich seitwärts, an den Flanken des Stengels; die schwächere von ihnen entspringt stets neben der Achselknospe, während die kräftiger ausgebildete jeweils der Blattinsertion gegenüber liegt. Entsprechend der zweizeiligen Blattstellung ist auch die stärkste Wurzel abwechselnd einmal auf der rechten, dann auf der linken Seite entwickelt (vgl. Fig. 3). Während die serial angeordneten Internodienwurzeln zumeist nur als Haftorgane fungieren, werden nicht selten die Knotenwurzeln, — besonders die der Achselknospe gegenüberliegende, kräftigere — zu Nährwurzeln umgebildet. Obwohl anfangs sämtliche sproßbürtigen Wurzeln von Pothos celatocaulis nicht geotropisch sind, können die zu Nährwurzeln sich umbildenden Knotenwurzeln unter günstigen Bedingungen, am Substrate angeschmiegt, schnell hinabwachsen

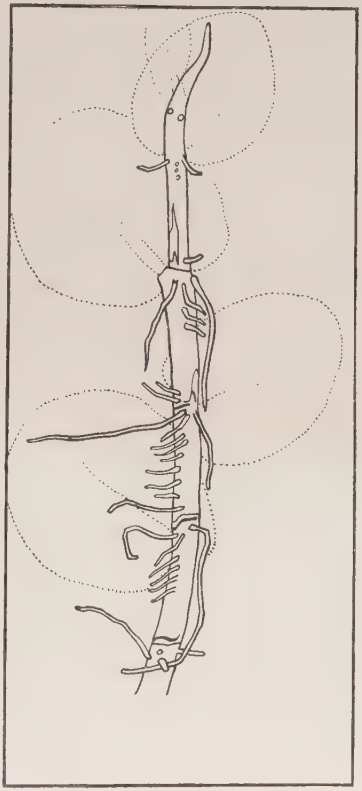

Fig. 3. Pothos celatocaulis; Ventralseite des Kletterssprosses mit Beiwurzeln. Die Knotenwurzeln sind größer; die größere von diesen beiden sitzt der Blattinsertion gegenüber.

und die Ernährung der Sproßachse mit übernehmen. Sie sind auch schon von vornherein hierzu prädestiniert, da ihr Zentralzylinder mehr Gefäßbündel mit weiteren Gefäßelementen aufweist, als wir bei den Internodienwurzeln antreffen. Ferner werden die Knotenwurzeln am frühesten angelegt, haben also in ihrer Entwicklung vor den am nächstunteren Internodium entspringenden einen Vorsprung. Die Reihenfolge der Wurzelanlegung weicht hier also etwas von der typischen ab, nach der die Beiwurzeln am rhizomartigen Sproß in akropetaler Richtung gebildet werden (Goebel. 1908a, p. 229). Vor allem aber sind die Knotenwurzeln durch den besseren Anschluß an die Leitungsbahnen der Sproßachse den internodialen Kletterwurzeln in ihrer weiteren Ausbildung überlegen.

Wie entstehen nun die Wurzeln am Stengel von Pothos celatocaulis? Unmittelbar unter dem Vegetationskegel, wenn die äußersten Partien des Zentralzylinders ihre letzten Teilungen vollziehen, bilden sich aus diesem primären Gewebe halbkreisförmige, plasmareiche Zellkomplexe. Diese stellen die ersten Wurzelherde dar. Das Stengelgewebe ist zu dieser Zeit nur wenig differenziert. Der Achselsproß ist bereits angelegt und ebenso sind Procambiumstränge in der Mitte des Zentralzylinders gebildet. Das Pericykelgewebe ist noch in Teilung begriffen; Anschlußbahnen von den Wurzelherden zu den benachbarten Stammbündeln sind noch nicht vorhanden. Erst später, wenn die Wurzelanlage sich differenziert, wenn Wurzelhaube und Zentralzylinder deutlich geschieden sind, bilden sich Pericykelzellen in Procambiumstränge um, welche die Wurzel an die nächsten Gefäßbündel anschließen. Der Anschluß erfolgt stets nur an die peripherischen Bündel des Zentralzylinders; niemals dringen Anschlußbahnen weit in sein Inneres hinein, wie solches z. B. bei Pandanus geschieht. Selbst im Knoten erleiden die inneren Bündel des Zentralzylinders keine Ablenkung vom gradlinigen Verlauf. Niemals auch erfolgt eine Kommunikation der Wurzelanschlüsse mit den rindenläufigen Blattspursträngen; an Kreuzungspunkten weichen diese sogar den Wurzeln deutlich aus. Die internodialen Haftwurzeln schließen sich zumeist nur an die beiden nächsten Bündel in der Sproßachsenperipherie an; seltener umfassen sie mit ihren Anschlußbahnen ringsum den Zentralzylinder; die Knotenwurzeln dagegen treten mit zahlreichen Gefäßbündeln der Sproßachse in Kommunikation. Sie reihen sich an die Anschlußbahnen des Achselsprosses an, welche rings um den Zentralzylinder herum mit den peripheren Bündeln der Sproßachse anastomosieren. Zwischen diese Achselsproßbündel flechten diese Wurzeln ihre Anschlußbahnen mit ein und kommunizieren auch ihrerseits noch ringsum im ganzen Pericykel durch horizontal verlaufende Bündel mit den in der Peripherie des Zentralzylinders verlaufenden Leitbahnen der Hauptachse.

Dieser innige Anschluß an die Gefäßbündel der Sproßachse bedingt also das kräftige Wachstum der Knotenwurzeln. Die Entstehung von Wurzeln überhaupt ist jedoch nicht von dem Vorhandensein der horizontal im Pericykel verlaufenden Bündelanastomosen abhängig. Denn einerseits werden ja die Internodienwurzeln ohne solche Anastomosen unmittelbar vor einem senkrecht verlaufenden Bündel angelegt und anderseits umgeben im Knoten die Anschlußbündel ringsum den Zentralzylinder, ohne daß auf der Dorsalseite der Sproßachse Wurzeln gebildet werden.

Ich stellte nun einige Versuche an, um eventuell durch geeignete Bedingungen auch auf der Dorsalseite der Sproßachse Wurzeln hervorzurufen, so wie es mir bei Acorus gelungen war. Der Pericykel war bei Pothos

auf der Dorsalseite genau so ausgebildet wie auf der ventralen. Um auf der Dorsalseite Wurzeln hervorzurufen, preßte ich diese Seite unmittelbar am Vegetationskegel auf ein stets feucht gehaltenes Moospolster. So wirkte Feuchtigkeit und Lichtmangel auf die neugebildeten Sproßteile ein, beides wurzelfördernde Faktoren. Trotzdem bildete die nunmehr beleuchtete Ventralseite weiter Wurzeln, während die ehemalige Dorsalseite auch am Zuwachs stets ohne jede Wurzelanlage blieb. — Dasselbe trat ein, wenn ich den Sproß um 180° um seine Längsachse drehte und dann die Dorsalseite der obersten Partien auf ein feuchtes Moospolster fixierte. Dennoch bildeten sich auf dieser feuchten Seite keine Wurzeln. Wenn es dem Sprosse möglich war, so machte er sich frei und orientierte sich durch Drehung wieder in die ursprüngliche Lage, mit der Dorsalseite den einfallenden Lichtstrahlen zugekehrt; andernfalls stellte er den Zuwachs durch Drehung wieder in die ursprüngliche Lage ein. — Andere Sprosse waren an der Wand eines feuchten Gewächshauses emporgewachsen und stießen nun an die schräge Fensterdecke an. Beim Weiterwachsen mußten sie anfangs ihre Ventralseite dem Lichte zukehren; es bildeten sich aber keine Wurzeln auf der jetzt dem Lichte abgewandten und nach unten gekehrten Dorsalseite. Anfangs drehten sich die Blätter um ihre Mittelrippe und stellten sich so auf die Lichtstrahlen ein; später drehte sich auch der hinzuwachsende Sproß um seine Achse. Die Eigenschaft der Wurzelbildung lediglich auf der Ventralseite an der kletternden Sproßachse von Pothos cel. scheint also fixiert zu sein; demnach liegt hier ein Fall von „stabiler Lateralität" im Sinne Goebels vor (1908a, p. 71).

Van Tieghem erwähnt bereits (1866. p. 137), daß Monstera (?) repens auf dem Internod zahlreiche Wurzeln in Form einer Gradzeile, die jeweils unter dem Blatt steht, nur dann entwickelt, wenn man den Stengel auf feuchte, warme Unterlage drückt. Nach meinen Versuchen aber ist anzunehmen, daß er nur latente Wurzelanlagen zum Austreiben gebracht hat.

Schließlich stellte ich noch einen Versuch an, um festzustellen, ob gegenseitige Wachstumsbeeinflussungen zwischen den beiden Knotenwurzeln einerseits und den serialen Internodienwurzeln anderseits beständen. Ich entfernte am Pothossproß frühzeitig die hervorbrechenden Knotenwurzeln. Trotzdem entwickelten sich die Reihenwurzeln am Internod alle gleichmäßig weiter; es nahm also nicht etwa die oberste Internodienwurzel Gestalt und Aufgabe der Knotenwurzel an. Eine gegenseitige Wachstumsbeeinflussung, wie sie Bruhn (1910. p. 107 u. 162) bei Efeuwurzeln feststellen konnte, trat zwischen den Pothoswurzeln nicht ein.

Abhängigkeit der örtlichen Verteilung der Beiwurzeln von der Verteilung der Baumaterialien: Mit dem Einsetzen des Wachstums in der neuen Vegetationsperiode, die in unseren Breiten in den Gewächshäusern etwa im März-April eintritt, werden am ganzen Internodium von Pothos celatocaulis auf der Ventralseite Wurzeln gebildet. Die Pflanze verfügt zu dieser Zeit noch hinreichend über Baustoffe. Später, wenn sie in vollem Wachstum steht, werden die Internodien viel länger, die Blätter kleiner — vor allem an den Seitensprossen — und die Wurzelbildung wird anscheinend wegen Mangel an organischem Baumaterial reduziert. Oft werden Beiwurzeln noch latent angelegt, gelangen aber meistens nicht mehr zum Hervorbrechen. Zunächst setzen sie auf der unteren Internodhälfte aus, dann schreitet ihre Reduktion apikalwärts am Internod fort. An den nächst höheren Internodien weist dann bald nur noch die unmittelbar unter dem Knoten liegende

Partie Wurzeln auf. Schließlich treten am nächsten Internodium auch hier keine mehr auf, so daß nur noch die beiden Knotenwurzeln austreiben (s. Fig. 3). Diese jedoch sah ich nie ausbleiben. Anders dagegen ist die Wurzelverteilung an der Hauptachse, besonders wenn diese unter günstigen Beleuchtungsverhältnissen wächst. Ihr fließen genügend Baumaterialien zu; sie bildet auch außerordentlich mächtig entwickelte Blätter, die der Sproßachse reichlich Assimilate zuführen. Bei dieser günstigen Beleuchtung sind die Internodien gedrungener, so daß die großen Blätter sich oft dachziegelartig decken. Hierdurch entsteht ein dunkler, feuchter Raum unterhalb der Sproßachse. Der an Baumaterial reiche Stengel kann unter diesen günstigen Bedingungen reichlich Wurzeln produzieren, allerdings nur auf der Ventralseite des Internodiums. Auf geeignetem Substrat können dann sogar die Internodienwurzeln ohne weiteres zu Nährwurzeln auswachsen; ich sah sie über 10 cm lang und mit Seitenwurzeln versehen. Ein solches Sproßstück wurde von mir als Steckling behandelt; es wuchs weiter, ohne eine Störung zu bekunden; die Internodienwurzeln entwickelten sich auch in der Erde zu echten Nährwurzeln. Gleichwohl waren sie doch längst nicht so kräftig ausgebildet wie die beiden Knotenwurzeln. Welche Umstände mögen diese nun so gefördert haben?

Daß der **Knoten** für die Wurzelbildung geeigneter ist als die übrigen Partien der Sproßachse, ist allgemein bekannt. Schon Fockens (1857. p. 12) vermutet, daß im Knoten „die gedrehte oder verschlungene Richtung der Gefäße eine ungleiche Anhäufung von Säften hervorruft, wodurch die Nebenwurzeln am leichtesten erzeugt werden." Nach Goebel (1908a, p. 226) wird diese Eigenschaft des Knotens bedingt durch die relative Anhäufung von Baumaterial an dieser Stelle, anderseits tritt hier, wo die Leitbündel die stärkste Abweichung vom gradlinigen Verlauf erleiden, „sozusagen eine Stauung der Leitungsbahnen ein". Durch diese Hemmung in der Stoffleitung dürfte also im Knoten und in seiner Nähe eine Anreicherung von Baumaterialien erfolgt sein, welche die Wurzelbildung begünstigt. In der Tat sind ja auch die Internodienpartien unmittelbar unter dem Knoten noch am reichsten mit Wurzeln versehen. Daß am Pothossproß regelmäßig die dem Blatte gegenüber liegende Knotenwurzel weitaus am kräftigsten ausgebildet ist, kann vielleicht mit der Inserierung des Seitensprosses zusammenhängen; indem dieser als Anziehungspunkt für Baustoffe wirkt, entzieht er einen Teil von diesen der in seiner Nähe inserierten Knotenwurzel, so daß diese dann von der anderen, besser ernährten Knotenwurzel in der Entwicklung überflügelt wird. Dagegen scheint mir die Inserierung des Blattes nicht von Bedeutung für die Ausbildung der Knotenwurzel zu sein, indem etwa die vom Blatte abgeleiteten Assimilate die Knotenpartie am reichsten mit Baustoffen versorgen würden. Denn die in unmittelbarer Nähe des Blattansatzes inserierte Knotenwurzel ist grade die schwächer ausgebildete. Auch die Gefäßbündel des Blattes am nächst höheren Knoten können das Wachstum der darunterliegenden Wurzel nicht so gefördert haben, denn die Leitbündel dieser Araceen verlaufen erst zwei Internodien lang durch die Rinde, ehe sie in den Zentralzylinder einmünden (vgl. de Bary 1877. p. 278). Außerdem werden die Wurzeln bereits im Knoten gebildet, wenn eben erst das Blatt angelegt ist, ja die Knotenwurzeln treten in einer Zeit aus der Sproßachse, wo die Blattanlagen noch längst nicht entfaltet sind.

Wir haben hier einen Fall vor uns, der ähnlich, nur noch deutlicher bei Hoya carnosa auftritt. Bei dieser Dikotyle beobachtete ich

daß an den jungen, peitschenförmigen Sprossen dicht unter der Blattansatzstelle eine Reihe Wurzeln hervortreten, und zwar zu einer Zeit, wo die Blattanlagen am jungen, dünnen Trieb noch gänzlich rudimentär sind[1]) (s. Fig. 4). Erst viel später, wenn der Sproß an die weitere Ausbildung seiner Organe geht, entfalten sich die Blätter. So ist dem wachsenden Sproß ein Durchdringen von Hecken, Gebüsch und Felsspalten besser möglich. Am fertigen Zweige ist dann nicht mehr zu erkennen, daß die Wurzeln weit früher als die Blätter ausgebildet wurden, und so kann man den Eindruck haben, daß sich die Sproßwurzeln unterhalb der Blätter gebildet hätten dank der von den Blättern hier abgelagerten Assimilate. So hat denn auch Bruhn (1910. p. 127, 163) angegeben, daß bei Hoya carnosa „die erste Anlage der Haftwurzeln unter dem Einflusse der — aus den großen, fleischigen Blättern — abwandernden Assimilate erfolge". Richtiger erscheint mir die Annahme, daß die Blätter (bzw. Achselknospen) anfänglich als Attraktionspunkte für Baustoffe wirkten, dann aber frühzeitig ihre Entwicklung einstellten, so daß jetzt ein Überschuß durch die weiter zufließenden Baustoffe entstand, ein Umstand, der dann die Wurzelbildung gefördert haben mag. — In gleicher Weise sah ich an jungen Efeusprossen, besonders an anwachsenden Pfropfreisern, daß Wurzeln bereits dicht unter einem Blatte hervorbrachen, wenn dieses zwar angelegt war, sich zunächst aber noch nicht entfaltet[2]) hatte. — Ebenso gut wie dem Blatte kann man aber auch der Achselknospe die Anregung zur Wurzelbildung zuschreiben, so wie ich es bei Pothos für wahrscheinlich halte. — Auch bei Hoya werden später normalerweise keine Beiwurzeln mehr gebildet. Sie stehen auch hier in einer Gradzeile unterhalb der Achselsprosse, die in zweigliedrigen, gekreuzten Quirlen angeordnet sind; wir finden die Wurzeln also an dem einen Internod in einer Linie rechts und links stehend, während sie am nächsten Stengelglied senkrecht dazu auf der Vorder- und Rückseite angeordnet sind (s. Fig. 4). — Ihre Verteilung ist nicht auf allen Internodien die gleiche. Manche Stengelglieder weisen in allen ihren Partien in der Zeile unterhalb der Knospe Wurzeln auf, bei anderen wiederum ist die mittlere Partie wurzelfrei; Beiwurzeln sitzen da nur in der Gradzeile am basalen und apikalen Pol des Internodiums. Beachtenswert ist, daß die Anlage der Wurzeln an der Internodienbasis nicht von der Knospe am nahen unteren Knoten beeinflußt wird, daß sie also nicht in derselben Zeile wie jene angeordnet ist. — Internodien von Hoya mit noch geringerer Wurzelbildung weisen Beiwurzeln nur unmittelbar unterhalb der Blattansatzstelle auf; es trifft hier also dasselbe zu wie bei Pothos celatocaulis.

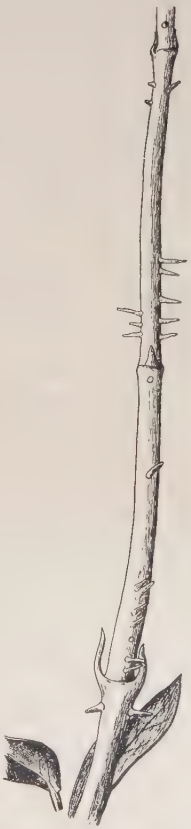

Fig. 4. Hoya carnosa. Junger Sproß mit Beiwurzeln. Sie sitzen in einer Geradzeile unterhalb der noch embryonalen Blattanlagen.

[1]) Im Gegensatz zu anderen Autoren konnte ich nie beobachten, daß an diesen Sprossen das Licht einen Einfluß auf den Ort der Wurzelanlegung ausübt. Wurzeln traten nicht weniger auf der den einfallenden Lichtstrahlen zugewandten Seite auf, wenn sich die Blattanlage auf der belichteten Seite befand.

[2]) Wiederum nicht im Einklange mit den Angaben Bruhns (1910. p. 109).

Wir hatten gesehen, daß bei Pothos celatocaulis die unmittelbar unter dem Knoten entstehenden Beiwurzeln viel kräftiger ausgebildet werden als die internodialen Haftwurzeln. Auch war bereits angedeutet worden, daß die Knotenwurzeln bei dieser Art bisweilen als Nährwurzeln fungieren können. Eingehend hat sich Went (1893) mit dem Studium der Haft- und Nährwurzeln bei verschiedenen Araceen beschäftigt. Er hat festgestellt (l. c., p. 63), daß die Luftwurzeln selbst innerhalb derselben Gattung in sehr verschiedenen Formen der Anpassung auftreten können. Entweder dienen sie nur als Haftwurzeln, oder es treten noch Nährwurzeln auf. Bei den Fällen, welche die vollkommenste Anpassung zeigen, besteht ein sehr großer Unterschied zwischen den zur Festheftung an das Substrat dienenden Haftwurzeln und den Nährwurzeln. Primitiver sind diejenigen Aroideen, bei denen keine Nährwurzeln gefunden werden und bei denen nur bisweilen eine Haftwurzel den Boden erreicht. So ist das ganze Internodium von Scindapsus pothoides auf der Ventralseite nur mit kurzen Haftwurzeln bedeckt, von denen allerdings die dem Knoten näher liegenden besser entwickelt sind (l. c., p. 39 u. 44). Bei Scindapsus lingulatus treten bereits dicht unter dem Knoten zwei kräftiger wachsende Wurzeln auf, die bisweilen nachträglich als Nährwurzeln zur Erde hinabwachsen können. Für Scindapsus marantaefolius endlich gibt Went an, daß dessen Sproßachse positiv geotropische Nährwurzeln erzeugt, und daß auch die Haftwurzeln nur in der Nähe des Knotens entstehen. — Auch bei den Scindapsus-Arten werden die Beiwurzeln sehr früh, unmittelbar unter dem Vegetationskegel angelegt, worauf bereits Falkenberg hinweist (1876. p. 107). Auch Went hat beobachtet, daß — bei Pothos scandens- u. a. Arten — die Beiwurzeln zuerst in der Nähe des Knotens gebildet werden und daß erst hiernach am Internodium noch mehr Wurzeln entstehen. Bei Pothos scandens und Syngonium album sind (nach Went) die unmittelbar am Knoten liegenden Haftwurzeln der Ventralseite länger als die übrigen. Die Knotenwurzeln entstehen hier bereits auf der Vorderseite des Stengels, etwas seitwärts, und sind positiv geotropisch, während die internodialen Kletterwurzeln auf der Ventralseite sich durch Hydrotropismus und negativen Phototropismus unterscheiden und nicht geotropisch sind. Bei Philodendron melanochrysum entstehen nach Went (p. 31) die Haftwurzeln in longitudinalen Reihen unterhalb jedes Knotens, auf der Ventralseite des Internods. Kräftige Sproßachsen bilden außerdem noch ein bis zwei Nährwurzeln dicht unter dem Knoten, jedoch auf der Vorderseite. Solche Nährwurzeln vieler Arten von Philodendron, Monstera und Rhaphidophora können nach Engler (1889. p. 105) aus bedeutender Höhe — aus 30 Metern und mehr — zur Erde hinabwachsen. Ebenso konnte ich bei einer Monstera-Art feststellen, daß zunächst unmittelbar am Knoten eine kräftige Nährwurzel gebildet wird. Hierauf entstehen — selbst an Sproßteilen hoch über dem Erdboden — auf der ganzen Länge des Internods, auf der Ventralseite eine sehr große Zahl Haftwurzeln; diese waren in den von mir beobachteten Fällen nur etwa 10 cm lang und wiesen viel sklerotische Elemente auf. Auf der als Unterlage dienenden Wand verzweigten sie sich reichlich; sie schienen von dieser auch Wasser und Nährmaterial aufnehmen zu können.

Es ist deshalb leicht und in der Praxis allgemein üblich, die hier erwähnten kletternden Araceen durch Stücke der Sproßachse zu vermehren, selbst wenn sie aus höheren Partien der Pflanze entnommen werden. —

Nach Wents Angaben (p. 39) tragen auch die freien Zweige von Scindapsus pothoides und Sc. lingulatus bisweilen Wurzeln an den Knoten; meistens sind sie aber hier nur als latente Anlagen im Stamminnern vorhanden. Danach werden auch diese freiwachsenden Partien ohne Zweifel zur Stecklingsvermehrung brauchbar sein.

Kapitel 7.

c. Wurzelbildung nur an der Basis der Sproßachse, auch an Internodien.

Die zuletzt erörterten Fälle ergaben, daß Stecklinge aus allen Partien der vegetativen Sproßachse, auch aus den oberen, sich bewurzeln. Wenn ich auch aus Mangel an dem nötigen Material nicht feststellen konnte, ob auch die obersten vegetativen Sproßteile Wurzelanlagen latent bargen, so ist doch nachgewiesen worden, daß die Sproßachsen der letzterwähnten Arten, Pandaneen wie Araceen, bis zu einer beträchtlichen Höhe mit — z. T. latenten — Wurzeln ausgerüstet sind. — Jetzt soll noch eine Gruppe von Pflanzen erörtert werden, bei denen frühzeitig angelegte Beiwurzeln nur auf dem unteren, basalen Teil der Sproßachse auftreten und zwar im Knoten wie am Internodium.

Bei vielen Lilien bewurzelt sich der Blütenschaft an seiner Basis. Irmisch (1850. p. 85) hat bei Lilium Martagon und L. bulbiferum Wurzelbildung an Blütenschäften und sterilen Sproßachsen beobachtet. Die Wurzeln brechen aus dem unteren Teil des Stengels hervor und sind in einer „Spirallinie von einigen Windungen" angeordnet. Auch Rimbach (1898. p. 109) hat diese Stengelwurzeln beobachtet; jedoch sah er sie nur an „stärkeren, blühbaren Exemplaren" an der Basis des Blütenstengels, wo sie zu 15 bis 20 Stück in einem Kreise angeordnet sind und in horizontaler Richtung allseits ausstrahlen. Da auch sie kontraktil sind, verstärken sie einerseits die Befestigung des schlanken Sprosses, andererseits dürften sie für die Ernährung wichtig sein. Rimbach sah derartige Wurzeln noch an der Stengelbasis von Lilium bulbiferum, auratum, superbum, canadense und verschiedenen anderen Arten. Lilium candidum kann nach Irmisch an der Stengelbasis keine Wurzeln bilden. Von anderen Liliaceen wird noch über Bewurzelung abgetrennter Blütenschäfte von Lachenalia luteola durch Lindemuth (1896. p. 247 ff.) berichtet. Über die Insertion der Beiwurzeln teilt Falkenberg mit (1876. p. 47), daß sich die Schaftwurzeln von Lilium Martagon nur unmittelbar an die in der Peripherie des Zentralzylinders gelegenen Blattspurstränge anschlössen.

Meine eigenen Untersuchungen gingen nun dahin, festzustellen, welche Bedingungen die Wurzelbildung veranlassen; auch galt es, dort, wo Wurzelbildung normal nicht eintritt, solche hervorzurufen. Ich erwähne gleich im voraus, daß es mir freilich nicht gelungen ist, auf experimentellem Wege die Entstehung von Beiwurzeln an der Basis der Blütenschäfte von Lilium candidum zu veranlassen. Ebensowenig konnte ich die oberen Sproßteile irgend einer Lilie zur Wurzelbildung anregen. — Für meine Untersuchungen benutzte ich in erster Linie Lilium Martagon. Die auch in der Umgegend Münchens verbreitete Türkenbundlilie bringt es an ungünstigen Standorten nur zur Bildung der kurzen, sterilen Sproßachse. Nur ausnahmsweise konnte ich an deren Basalteile Wurzelbildung feststellen. Kräftige Blütenstengel dagegen waren zumeist an ihrer Basis mit einem reichen

Wurzelkranz versehen. Die Wurzeln waren gewöhnlich nur in einem, selten in zwei übereinander liegenden Ringen angeordnet; der betreffende Ring lag jedoch nicht in einer Ebene, sondern war auf drei Ebenen verteilt; er war also selten geschlossen, vielmehr war die Insertionslinie gewölbt, oder sie verlief treppenförmig um den Stengel herum, einer „Spirallinie" nicht unähnlich. Ich bin zu der Annahme gekommen, daß diese Anordnung der Wurzelinsertion durch den Blattansatz beeinflußt wird. Häufig wenigstens lag die tiefste Stelle des Wurzelringes unter dem am tiefsten sitzenden Blatte; etwas höher am Schaft saß der Wurzelringabschnitt unter dem nächst höheren Blatte. Beim dritten und letzten Wurzelringabschnitt machte sich indes schon der Einfluß des schräg darunter liegenden tiefsten Blattes bemerkbar, so daß die Reihe der Wurzelanlagen bereits wieder schräg nach abwärts lief, um an den ersten Ringabschnitt anzuschließen. Indes konnte ich diese Abhängigkeit der Wurzelinsertion von den Blättern nicht überall feststellen.

Die Wurzeln entstehen frühzeitig aus jungem Stengelgewebe vor einem Gefäßbündel, das an der Peripherie des Zentralzylinders liegt und am spätesten differenziert wird. Sie schließen ihre Leitbahnen nur an das zugehörige Bündel an, ohne durch horizontale Anschlußbahnen mit den benachbarten Stammbündeln zu kommunizieren. Die Entstehung der Beiwurzeln erfolgt also endogen, aus Pericykelgewebe, ähnlich wie an den Internodienstecklingen von Tradescantia fluminensis. — Was bedingt nun die Anlegung dieser Wurzeln? Sterile Sprosse, die unter ungünstigen Bedingungen, an trockenen Standorten gewachsen waren, wiesen keine Wurzelanlagen auf; dies zeigten auch die mikroskopischen Schnitte. — Nun hatte ich eine große Anzahl Zwiebeln von Lilium Martagon in eine Schale gepflanzt; diese wurde mit Moos bedeckt und stets feucht gehalten. Von diesen Pflanzen zeigten nun sogar zahlreiche sterile Sprosse Wurzelanlagen an der Basis der Sproßachse, oberhalb der Zwiebel; alle Blütenschäfte hatten an ihrer Basis zahlreiche Beiwurzeln angelegt. Ein anderer Teil der von derselben Bezugsquelle stammenden Zwiebeln wurde einzeln in Töpfe gepflanzt, und diese während des Winters ziemlich trocken gehalten; viele Zwiebeln trieben nun gar nicht aus; bei den übrigen, welche wuchsen, war der kräftige Blütensproß meist ohne Wurzeln geblieben. — Es ist anzunehmen, daß bei den in der Schale kultivierten Zwiebeln die Feuchtigkeit des Mooses allein schon günstig wirkte, um Wurzelbildung an der Stengelbasis zu veranlassen; anderseits wäre nicht undenkbar, daß die Lilienzwiebeln in der zu feuchten Schale ungünstige Bedingungen fanden, so daß dann der Sproß später „sich selbständig machen" wollte. Und doch kann von einer Störung in der Ableitung der Assimilate nicht die Rede sein, da die Blätter zur Zeit der Wurzelanlegung am jungen Sprosse noch gänzlich unentwickelt waren.

Ich hoffte, durch verschiedene Modifikationen in der Stecklingsbehandlung die Sprosse zur Wurzelbildung zu veranlassen; doch alles war erfolglos. — Junge Stecklinge von 10 bis 20 cm Länge wurden dicht über dem Zwiebelkuchen abgetrennt, und ihre Wunde nach dem Abtrocknen noch mit Holzkohlenpulver bestäubt; sie starben bald ab, ohne Wurzelanlagen zu bilden. — Dasselbe taten junge fertile Sprosse, welche keine Wurzelanlagen besaßen. Um Fäulnis zu verhindern, ließ ich einen Teil des Zwiebelkuchens an der Stecklingsbasis. Die Wunde vernarbte zwar jetzt, doch faulte später der junge Sproß von seiner Spitze her ab. Die Sproßachse war nicht fähig Wurzeln

zu regenerieren; wohl aber wurden die Knospen des Achselsprosses zu „Brutzwiebelchen“ ausgebildet (vgl. Abb. p. 48). — Eine eingepflanzte und wachsende Türkenbundlilie wurde an der Sproßbasis tief angekerbt, so daß zwar die Stoffleitung nicht ganz unterbrochen, aber doch sehr gehemmt war. Trotzden bildeten sich über der Kerbe keine Wurzeln, obwohl hier zweifellos genügend Assimilate angehäuft waren. — Noch eine auffallende Beobachtung sei hier erwähnt: Mitte Juni 1910 fand ich an einem Berghange bei Starnberg auf fruchtbarem Lehmboden an stark besonnter Stelle wahre Riesenexemplare[1]) der Türkenbundlilie; die stärkste von ihnen hatte 40 Blütenknospen und war 165 cm hoch[2]). Die Zwiebeln staken nicht tief in der Erde. Die Wurzeln an der Basis des Blütenschaftes unmittelbar unter der Erdoberfläche waren außerordentlich kräftig ausgebildet.

Unmittelbar daneben am Fuße dieses Berghanges, nur durch die Landstraße getrennt, stand eine große Anzahl normal entwickelter Türkenbundlilien, von 80 cm Höhe, mit 8 bis 12 Blüten. Aber sie standen im Gehölz, halbschattig, in feuchter, vermoderter Erde. Ihre Zwiebeln staken tiefer. Die Wurzeln an deren Blütenschäften waren an Zahl und Wuchs schwächer ausgebildet. Oft fehlten sie ganz, auch latente Anlagen. Besonders die Pflanzen mit den am tiefsten steckenden Zwiebeln waren gänzlich ohne Schaftwurzeln.

Stecklinge der Türkenbundlilie ergaben folgendes: Waren an der Basis der sterilen oder fertilen Sproßachse Wurzelanlagen nicht vorhanden, so konnten sich auch am Steckling keine bilden. — Auch Anschneiden der Sproßachse zur teilweisen Unterbrechung der Leitungsbahnen übte auf die Anlegung von Wurzeln keinen Einfluß aus. Ebensowenig hatte Verdunklung oder Feuchthalten der Schaftbasis einen Erfolg. — Merkwürdig war das Verhalten der mit Wurzelanlagen oder mit bereits ausgetriebenen Wurzeln versehenen Blütenschäfte. Daß die weichen, eben aus der Zwiebel hervorbrechenden Sprosse faulten, ohne die Wurzelanlagen weiter zu entwickeln, ist nicht zu verwundern. Aber auch an den fast blühbaren Sproßachsen von Lilium Martagon wollten die bereits ausgetriebenen Wurzeln nicht weiterwachsen, wenn der Sproß von der Zwiebel abgetrennt war. Auch diese Pflanzen gingen bald durch Fäulnis ein. Trotz der vorhandenen Wurzeln ist also nach meinen Versuchen Stecklingsvermehrung bei der Türkenbundlilie ausgeschlossen.

Können wir nun die Bedingungen angeben, welche die bisweilen auftretende Wurzelbildung an der Basis — zunächst von Lilium Martagon — hervorrufen? Mir scheint, daß ein ganzer Komplex von Bedingungen zur Anlegung von Wurzeln erforderlich ist. Von Einfluß auf die Wurzelbildung ist sicher der Ernährungszustand der Pflanze; denn schwache oder sterile Lilien oder solche von trockenem Kalkboden waren an der Stengelbasis ohne Wurzelanlagen; wahrscheinlich ist es auch von Bedeutung, ob die Zwiebel gesund ist. Auch Feuchtigkeit begünstigt zweifellos die Wurzelbildung an der Schaftbasis. Für alle Fälle aber ist erforderlich, daß die be-

[1]) Vergleichende Maße: a) der Riesenexemplare, b) normaler Pflanzen.

	a)	b)
Höchstes Laubblatt in Höhe. .	100 cm	50 cm
Beginn des Blütenstandes . . .	120 „	60 „
Ende des Blütenstandes . . .	165 „	80 „
Blütenzahl	40 St.	10 St.
Blattlänge	15 cm	5,5 cm
Umfang der Stengelbasis . . .	5 „	1,8 „

[2]) Hegi, Flora Mitteleur., Bd. II, p. 236, gibt als Maximalhöhe 159 cm und 40 Blüten bei Gartenformen (!) an.

treffende Stammpartie überhaupt zur Anlegung von Wurzeln fähig ist; denn nur an den untersten Teilen des Blütenschaftes von Lilium Martagon können sich Beiwurzeln ausbilden. Deren Aufgabe ist zweifellos, die tiefer liegenden Zwiebelwurzeln in der Ernährung des Blütenschaftes zu unterstützen, so daß dadurch auch die oberen Partien des Erdbodens ausgenutzt werden. Die Wurzeln der Zwiebeln würden vielleicht allein nicht den großen Blütenschaft erhalten können, während sie zur Ernährung des sterilen Sprosses wohl ausreichen. Dieser weist ja in der Tat zumeist auch keine Wurzelanlagen auf. Jedoch ist hier schwer festzustellen, was von all dem Ursache, und was Wirkung ist. Aber neben der Ernährung fällt den Schaftwurzeln noch die Aufgabe zu, den hohen Blütenschaft zu stützen und im Erdboden fest zu verankern. Der Blütenschaft einer flach stehenden Zwiebel würde leicht umstürzen können. Die von mir bei Starnberg auf dem Lößhang gefundenen Pflanzen mit den flach in der Erde steckenden Zwiebeln zeigten dann auch eine ausgiebige Bewurzelung des Blütenschaftes, während von den im Waldesschutz in vermodernder Erde stehenden Pflanzen die Zwiebeln sehr tief unter der Erdoberfläche saßen, und die Sproßachsen wenig oder gar keine Beiwurzeln aufwiesen.

Fig. 5. Links: Lilium Martagon, mit Brutzwiebeln; rechts: Lilium tigrinum, mit 4 kleinen, weißen, adventiven Brutzwiebeln.

Kleine Unterschiede gegenüber der vorigen hinsichtlich der Bewurzelung zeigt Lilium tigrinum. Zunächst sah ich ausnahmslos die unteren Partien der Sproßachse mit Beiwurzeln ausgerüstet, auch an jungen, schlecht ernährten und trocken gehaltenen Pflanzen. Die Wurzelbildung ist hier erblich fixiert und läßt sich nicht beseitigen. Es bildet sich auch eine ganze Anzahl von Wurzelringen am Blütenschaft. Die Wurzeln der untersten Kränze sind am besten entwickelt; am obersten (5. oder 6.) bleiben die Wurzelanlagen meist latent oder treten nur wenig hervor. Auch hier sind die Wurzeln nicht in einer wagerechten Ebene angeordnet, sondern umlaufen als Wellenlinie die Stengelperipherie, wobei wieder die Blattanheftung nicht ohne Einfluß auf die Lage der Wurzelinsertion zu sein scheint. — Zur Abänderung der normalen Wurzelbildung stellte ich einige Versuche an:

Versuch 1. Um den jungen Sproß der austreibenden Zwiebel wurde ein weiter

Lampenzylinder gestellt, und dieser mit stets feucht gehaltenem Torfmoos immer bis zur Sproßspitze angefüllt, bis schließlich der Sproß mit einer feuchten Mooshülle auf seiner ganzen Länge, über 30 cm, umgeben war. — Resultat: Beiwurzeln hatten sich — wie normal — nur an der Stengelbasis gebildet und waren lebhaft ins Moos gewachsen; außer diesen bereits vorher angelegten Wurzeln waren apikalwärts keine neuen gebildet worden.

Versuch 2. Ebenso wie der vorige; nur war der Sproß später dicht über seiner Basis angekerbt worden. Trotzdem bildeten sich an höheren Stengelpartien keine Wurzeln.

Versuch 3. Der treibende Sproß wurde im Zylinder gleichfalls stets mit Sphagnum umgeben, aber die Zwiebelwurzeln wurden entfernt und die Zwiebel eingegipst, nachdem die ersten Beiwurzeln im Moose die Ernährung der Sproßachse übernommen hatten. Gleichwohl zeigte sich an höheren Sproßpartien keine anormale Wurzelbildung.

Versuch 4. Nachdem alle frühzeitig angelegten Beiwurzeln des Blütenschaftes ausgetrieben waren, wurden diese, sowie auch alle Zwiebelwurzeln entfernt und die Zwiebeln eingegipst. Trotzdem wurde keine Ersatzwurzel am Blütenschaft regeneriert.

Versuch 5. Einige anfangs in Erde angewurzelten Zwiebeln wurden in Hyazinthengläsern auf Wasser gezogen. Die Wurzeln faulten teilweise ab; aber andere wuchsen aus der Zwiebel hervor. Der Sproß wurde in einem Zylinder mit Moos umhüllt. Wiederum keine anormale Bewurzelung des Blütenschaftes.

Versuch 6. Ganz kurze, junge Sprosse wurden dicht über dem Zwiebelkuchen abgeschnitten, nachdem sich bereits Wurzeln zeigten. Die Stecklinge wurden in gut gewaschenen Sand gepflanzt und unter Glasglocken gehalten. Doch stets faulten diese weichen Sprosse sofort.

Versuch 7. Sobald die Zellen an der Basis der jungen Sprosse erst differenziert und die Wurzelanlagen gut ausgetrieben waren, wuchsen die mehr als 15 cm langen Sprosse leicht weiter und brachten es auch zur Blütenbildung. Am besten gediehen sie in Sphagnum (vergl. Abb. S. 48). Ihre Schnittfläche vernarbte; die Stecklinge konnten deshalb weiter wachsen, im Gegensatz zu denen von Lilium Martagon, deren Schnittfläche stets in Fäulnis überging.

Lilium speciosum (= L. lancifolium hort.): Für diese Lilie trifft das über Lilium tigrinum Gesagte im wesentlichen zu. Der Blütenschaft ist an seinem unteren Teil dicht über der Zwiebel auf einer Zone von etwa 3 cm mit 5 übereinander liegenden Wurzelringen besetzt. Auch hier liegen die Wurzelansätze in einer Wellenlinie rings um den Sproß. Einige Wurzelanlagen laufen in der Verlängerung eines absteigenden Wurzellinien-Astes und verbinden so zwei Ringe miteinander. Hierdurch wird eine schraubenlinienartige Anordnung der Wurzeln am Stengel hervorgerufen. Bei Lilium speciosum konnte ich aber kaum einen Einfluß der Blattansatzstelle auf den Verlauf der Wurzelinsertionslinie feststellen. Oberhalb des 3. Wurzelkranzes befand sich in d. hier abgebild. Falle die Ansatzstelle des ersten Blattes.

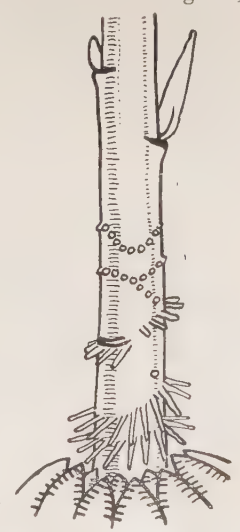

Fig. 6. Lilium speciosum. Blütenschaft mit 5 Ringen von Beiwurzeln.

Die Anlegung der Beiwurzeln und ihr Gefäßbündelanschluß erfolgt wie bei L. Martagon unmittelbar vor einem vertikalen, peripherischen Gefäßbündel im Pericykel. Die Schnitte zeigten nichts Abweichendes, welches die eigenartige Anordnung der Wurzeln hätte erklären können. Auch hier suchte ich Regeneration von anormal entstehenden Wurzeln in derselben Weise zu erzielen, wie bei L. tigrinum, auch hier mit demselben negativen Ergebnis. — Von L. speciosum gelangten nach Abtrennung bewurzelter Sproßachsen von der Zwiebel nur die bereits älteren, über 30 cm langen Blütenschäfte in Sphagnum zur Weiterentwicklung und zur Blütenbildung.

Lilium Thunbergianum: Anlegung und Insertion der Wurzeln wie bei der vorigen Art. An Querschnitten durch die Wurzelanlagen des noch in der Zwiebel ruhenden, zarten Sprosses zeigte sich, daß die Wurzeln gebildet werden unmittelbar vor oder neben einem peripherischen Gefäßbündel. Solch ein vertikales Stammbündel im eben erst austreibenden Sproß ist selbst noch teilweise in prokambialem Zustande: Gefäßdifferenzierungen und Wandverdickungen sind jedenfalls noch nicht erkennbar. Da auch die Zellen der Gefäßbündelscheide noch embryonal sind, ist es gleich, ob man als den Ausgangspunkt des Wurzelherdes das Parenchym der Bündelscheide neben dem Gefäßbündelkambium oder die die Gefäßbündel einschließenden Pericykelzellen von gleichem Aussehen annimmt. Wir haben es demnach zweifellos mit aus primärem Gewebe hervorgegangenen Beiwurzeln zu tun. — Die junge Wurzel setzt sich unmittelbar an solch ein Gefäßbündel an, ohne Anschlußbahnen noch zu den anderen peripherischen Bündeln zu entsenden. Bisweilen schließt es sich wohl noch an ein zweites nahes Bündel an; ich konnte in diesem Falle genau beobachten, daß von den zwischen den beiden Gefäßbündeln liegenden parenchymatischen Grundgewebezellen eine Zellreihe plasmareich wird, sich radial streckt und mehrere tangentiale Zellwände bildet, — in derselben Weise, wie das Auftreten des Interfascikular-Cambiums von Aristolochia in den Lehrbüchern geschildert wird (vgl. Strasburger, Lehrbuch, XI. Aufl., Fig. 150).

Lilium longiflorum: Der unteren Partie des Blütenschaftes entspringen normalerweise Beiwurzeln, die in einem näher untersuchten Falle etwa 8 cm oberhalb der Zwiebel auf einer Zone von 2,5 cm verteilt und in 5 Ringen angeordnet waren, die gleichfalls eine Wellenlinie beschrieben. Die Beiwurzeln sind sämtlich kräftig gewachsen, auch die obersten Ringe. Sie haben zur Verstärkung des Stammes deutlich beigetragen. Zwischen der eigentlichen Bewurzelungszone und der Zwiebel entsprangen der Sproßachse noch in 5 Etagen je ein paar Wurzeln, die meist dicht nebeneinander inseriert waren. Der oben beschriebene Sproß war während seines Wachstums angebrochen; durch Stauung der Baustoffe infolge Unterbrechung der Leitungsbahnen hatte sich an der Bruchzone jede Achselknospe zum Brutzwiebelchen ausgebildet.

Nicht unerwähnt darf ich lassen, daß diese „Stecklingsbildung“ oberirdischer Liliensprosse bisweilen auch in der Praxis Verwendung findet. Um aus den teuren Zwiebeln von Lilium auratum u. a. nochmals Nutzen zu ziehen, schneiden Handelsgärtner an der blühenden Pflanze die Zwiebeln dicht unter den Schaftwurzeln ab und pflanzen die zwiebellosen Blütenschäfte in Töpfe zum Verkauf: die reich entwickelten Beiwurzeln der Schaftbasis vermögen die blühende Pflanze durchaus zu ernähren.

Lilium candidum, unsere weiße Gartenlilie, ist von den von mir untersuchten Lilien die einzige unter ihren Artgenossen, welche niemals Beiwurzeln an der Basis ihres Blütenschaftes bildet. Schon Irmisch (1850. p. 85) betont diese Eigenschaft. Meine Versuche, experimentell durch Beeinflussung der Sproßachse Wurzelbildung hervorzurufen, waren gänzlich ohne Resultat. Erfolglos blieb: Stecklingsbildung von sterilen oder fertilen Sproßachsen: Anschneiden der Sproßachse an der Basis: es wurde kein Wundgewebe regeneriert (!); Eingipsen der Zwiebel; Umhüllen der Sproßachse mit Moos; horizontales Einpflanzen der Stecklinge in Sand, an dem die entwurzelte Zwiebel belassen war: — alle Stecklinge gingen früher oder später durch Fäulnis zugrunde, ohne Beiwurzeln auch nur anzulegen.

Brutzwiebelbildung trat nur sehr selten und nur an denjenigen Sprossen auf, die ich zuerst mit entwurzelter Zwiebel horizontal in Sand gepflanzt hatte; erst als ich dann nach einiger Zeit die Zwiebel entfernt hatte und die Sprosse als Stecklinge senkrecht einpflanzte, bildeten sich einige Achselknospen zu Brutzwiebelchen um (ganz ähnlich der Fig. 5, links). Wenn auch der betr. Steckling nicht fähig war, sich durch Wurzelbildung am Leben zu erhalten, so verproviantierte er doch seine noch bildungsfähigen Organe, die Knospen, reichlich mit Reservestoffen, indem diese Vegetationspunkte anscheinend als Anziehungszentren für Baustoffe wirkten, so daß durch diese Brutzwiebeln wenigstens die Art weiter fortgepflanzt werden konnte. Wir können vielleicht derartige Fälle biologisch in Parallele stellen zu denen niederer Pflanzen, wo — nach Goebel (1898. p. 122) — „die Pflanze unter Umständen, welche der Entwicklung ungünstig sind, das Keimplasma . . . . rettet".

Weshalb gerade Lilium candidum als einzige Lilie unfähig ist Schaftwurzeln zu bilden, wird schwer festzustellen sein. Mit dem Mangel an Schaftwurzeln läßt sich vielleicht in Beziehung bringen, daß die weiße Lilie bei uns keine Samen mehr ansetzt, sondern daß nach dem Abblühen die Baustoffe in die Zwiebel hinabwandern (vgl. Goebel 1898. p. 183), während vielleicht die Samen bei Anwesenheit der Schaftwurzeln genügend ernährt werden und reifen könnten. Diese Art ist auch dadurch ausgezeichnet, daß im Herbst ein Teil der zwiebelständigen Blätter zu Laubblättern ausgebildet wird und Assimilate bildet.

Auch bei Fritillaria imperialis und F. Meleagris, deren Blütenschäfte sich gleichfalls nicht bewurzeln, gelang es mir nicht, durch experimentelle Eingriffe Wurzelbildung an der Sproßbasis hervorzurufen. Die Wurzeln, welche die Zwiebelschale durchbrachen oder oben aus der Zwiebel hervortraten, entstehen ausnahmslos aus dem Zwiebelkuchen.

Kapitel. 8.

d) Bewurzelung der Stecklinge vermittels Beiwurzeln aus der Sproßachse selbst, und zwar nur aus den Knoten.

Bei einem sehr großen Teil der Monokotylensproßachsen ist die Wurzelanlegung nur auf die **Knoten** lokalisiert, so vor allem bei Pflanzen, welche deutlich ausgebildete Knoten haben, wie z. B. Gräser, die normalerweise[1]) nur aus den Knoten Wurzeln hervorbringen können. Bei anderen Pflanzen findet die Anlegung von Wurzeln doch vorzugsweise[2]) in den Knoten statt. An den Kletterssprossen von Pothos, Monstera u. a. ist bereits darauf aufmerksam gemacht worden, daß die Partien in Knotennähe die Entstehung und das Wachstum der Wurzeln fördern. Es war dort (p. 42) darauf hingewiesen worden, daß im Knoten eine Stauung der Leitungsbahnen eintritt und daß die relative Anhäufung der Baustoffe der Wurzelbildung günstig sei. Denn wie bei einer Biegung der Sproßachse, so erfahren auch im Knoten die Leitbündel die stärkste Abweichung vom gerad-

[1]) Nach D. Clos (1884) fehlen den Gräsern internodiale Beiwurzeln. Über abnorme Wurzelbildung an Internodienpartien infolge Gallenbildung vergl. p. 29.

[2]) Beijerinck (1887. p. 29) gibt allgemein an, daß an grünen Stengelteilen der Monokotylen die nodale Stellung der Beiwurzeln durchgehends Regel ist, während die Wurzeln an Rhizomen über die ganze Länge der Internodien zerstreut entstehen. Am wahrscheinlichsten ist die Annahme Beijerincks, „daß es die jungen Seitenknospen sein werden, welche das Knotenmeristem (frühzeitig) zur Wurzelerzeugung reizen" (l. c., p. 30).

linigen Verlauf. Inwieweit dieser Umstand die Wurzelbildung hier begünstigt, kann nur an vergleichenden entwicklungsgeschichtlichen Beobachtungen durch Serienschnitte festgestellt werden. Schnitte durch die jüngsten Knotenpartien lassen nur vertikal laufende Stammbündel erkennen; von dem späteren wirren Geflecht der Gefäßbündel im Gramineenknoten ist an jungen Schnitten noch nichts festzustellen. Crüger (1860. p. 373) führt die Regenerationsfähigkeit des Knotens darauf zurück, daß hier die Parenchymzellen langlebiger sind. Nach Mohl (1858. p. 196/97) differenziert sich das Knotengewebe relativ spät; es bildet sich überall im Knoten angeblich „ein sekundäres (Pro-) Cambium", das die vielfach verschlungenen Gefäßbündel sowie die Wurzeln erzeugt. Ähnlicher Ansicht war bereits Schacht (1852. p. 273 u. 323). Nach Trécul (1846. p. 307) entwickeln sich die Beiwurzeln an Orten, wo ein Markstrahl die Rinde passiert; und deshalb sollen die Wurzeln viel leichter im Knoten entstehen. Falkenberg (1876. p. 124) betont schon ganz richtig, daß die Wurzeln nur mit dem oberflächlichen Stammbündel in Verbindung treten; das reiche Gewirr von Fibrovasalsträngen, das sich durch den ganzen Knoten erstreckt, wird dagegen nach seinen Angaben vom Skelett des Achselsprosses gebildet. — De Bary führt an, daß in den Knoten gewisser Dikotylen (Melastomaceen) Queranastomosen relativ spät sich bilden (1877. p. 271), Bündel aber, die nicht in die Blätter führen, und daß ebenso bei Gräsern und gewissen Araceen in jedem Knoten ein Geflecht von Quersträngen entsteht (p. 274), das sich als „ein verwickeltes Netz" von Anastomosen darstellt (p. 279). Es sind hauptsächlich die Bündel des Achselsprosses, die quer in den Knoten eintreten und sich hier in horizontaler Richtung ungemein reich verzweigen; sie schieben sich zwischen die vertikal laufenden Sproßbündel ein und setzen an jene an. Die Gesamtheit der Axillarbündel bildet so im Knoten ein ausgebreitetes, wirres Geflecht, in Form einer Querscheibe (p. 323). — Mangin (1882. p. 297) erkennt, daß im Internod das Primärmeristem schnell zu Dauergewebe differenziert wird, während im Knoten das Pericykelgewebe noch lange teilungsfähig bleibt. Das netzartige Gewebe im Knoten steht einerseits in Verbindung mit den Bündeln des Achselsprosses, andererseits mit den Beiwurzeln im gleichen Knoten (p. 318). Mangin stimmt Falkenberg zu, nach dem die netzartigen Gefäßbündel des Knotens ausschließlich dem Seitensproß angehören, nicht den Wurzeln, die sich nur später daran anschließen. Im jungen (Mais-)Knoten ist dies Netz auch noch nicht vorhanden; erst wenn die Wurzeln sich in ihre 3 Bestandteile differenziert haben, beginnt das Netz von Anastomosen sich auszubilden, indem die zwischen den Bündeln liegenden Parenchymzellen sich teilen und sich zu Prokambiumsträngen umbilden. Diese treten zuerst an der Achselknospe auf, aber noch nicht an der Basis der Wurzelanlagen (p. 319). Hierauf erst schließen sich die Beiwurzeln durch Anschlußtracheïden sowohl an das Bündelnetz des Achselsprosses, wie an die Stammbündel an. Dann freilich läßt sich am fertigen Gewebe unmöglich unterscheiden, welche Bündel zu den latenten Beiwurzeln und welche zum Seitensproß gehören. Noch eine dritte Art horizontaler Bündel findet sich im Knoten: es sind die Gefäßbündelanastomosen der Stammbündel unter sich, die „Vermittlungsstränge". Sie finden sich auch in dem obersten Gramineenknoten, wo weder Wurzeln noch Seitensprosse vorhanden sind. Diese Vermittlungsstränge dienen nach Holzner (1888) zum Ausgleich von Unterschieden in der Menge des geleitenden Wassers und zum Ausgleich der Nähr- und Baustoffe. (Zitiert

nach Kirchner und Volkhart. 1908. p. 84). — Nach Haberlandt (1909. p. 346/47) steht das „reich verzweigte Netz von Queranastomosen" im Gramineenknoten „einerseits mit der Bildung des Achselsprosses im Zusammenhang, andererseits hat es die Zuleitung von Bildungsmaterial zur darüber befindlichen interkalaren Meristemzone zu vermitteln". Ferner kommt diesem scheibenförmigen Bündelnetz noch „eine mechanische Bedeutung als Querverspannung zwischen den Bestandteilen des Skelettes zu".

Kein anderer aber als Strasburger hat es so meisterhaft verstanden, in seinen „Leitungsbahnen" (1891. p. 346/47) mit wenigen, klaren Worten dies wirre Geflecht von Gefäßbündeln seiner Zugehörigkeit nach zu beschreiben. Soweit es für die Entstehung der Beiwurzeln nötig ist, gebe ich seine mustergültige Darstellung deshalb z. T. wörtlich wieder. Strasburger stellt fest, daß die inneren Stammbündel den Maisknoten fast unverändert passieren. Aber horizontal verlaufende Bündel „bilden ein dichtes Geflecht anastomisierender Zweige, welche .... die Gefäßbündel des Knotens und die der Peripherie der Internodialbasis vielfach umschlingen und an zahlreichen Stellen mit denselben verschmolzen sind. Dieses Gefäßbündelsystem setzt sich in der Achselknospe fort. An die in der Peripherie der Internodialbasis aufsteigenden Achsenknospenbündel setzen die Gefäßbündel der Nebenwurzeln an. Dieses peripherische Gefäßbündelsystem der Internodialbasis umrankt nicht nur die Gefäßbündel der beiden äußersten Zonen derselben, es breitet sich außerdem noch in einem Gürtel außerhalb derselben aus; dieser Gürtel entspricht dem Pericykel. Erst die Achselknospenbündel jenes Gürtels bilden die Anknüpfungspunkte für die Gefäßbündel der Nebenwurzeln".

Aus diesen Angaben geht nun hervor, daß im Knoten gewisse Zellgewebe länger bildungsfähig bleiben, und da infolge der reichen Ausbreitung von Leitungsbahnen sozusagen eine Berieselung des Knotengewebes mit Baustoffen erfolgt, so kann aus dem bildungsfähigen Pericykelgewebe unter sonst günstigen Bedingungen frühzeitig die Anlage von Wurzeln erfolgen. Freilich geschieht die Wurzelbildung nicht in allen Knoten in gleicher Weise. Nur relativ wenig Pflanzen legen in allen Knoten ihrer vegetativen Sproßachse eine einzelne oder einen Kranz von Beiwurzeln an; schon viel mehr Arten bilden Wurzelanlagen nur in den unteren Knoten aus, während bei ihnen in den Knoten der höheren Partien keine Beiwurzeln mehr angelegt werden, ohne daß hierfür anatomisch ein Grund erkennbar wäre; das Unvermögen hierzu scheint auch bei den betreffenden Arten erblich fixiert zu sein.

a) Alle Knoten der oberirdischen vegetativen Sproßachse sind zur Wurzelbildung fähig.

Viele Rhizome weisen an sämtlichen Knoten einen Kranz von Wurzeln auf, während die Internodien wurzellos sind. Solches zeigt uns beispielsweise das Rhizom von Convallaria majalis. Bisweilen aber entstehen auch beim Maiglöckchen Wurzeln am letzten gestreckten Internodium auf dessen ganzer Länge unmittelbar unter der Blütenknospe. Hier mag wohl gleichfalls die Anhäufung mit Baumaterial die Veranlassung zur Wurzelbildung zu sein. — Am Rhizom von Agropyrum (Triticum) repens, der Quecke, sah ich Wurzeln jedoch stets nur den Knoten[1])

[1]) Zumeist in Dreizahl. Die beiden größten Wurzeln stehen rechts und links neben der Knospe, die dritte gewöhnlich ihr gegenüber (vgl. auch Beijerinck. 1887 p. 27).

entspringen. Stellte ich Rhizomstecklinge her, die nur mit dem Internodium im Sande staken, so vermochte dies sonst so widerstandsfähige Unkraut keine Wurzeln aus Internodiengewebe zu bilden und starb schließlich ab, da der Pericykel bereits an jungen Sprossen als fester Sklerenchymgürtel differenziert war.

Einen Übergang von Rhizomen zu Laubsprossen bilden die flutenden Sproßachsen der Wassergräser. In sämtlichen Knoten von Glyceria fluitans und Catabrosa aquatica sind ringsherum Wurzeln angelegt, wenn sie auch nicht immer austreiben. Schon in der Anlage sind die Wurzeln auf der Unterseite des Stengels (Ventralseite) im Wachstum gefördert. Sogar die jungen Seitensprosse weisen an ihrer Basis Wurzelanlagen auf. Stets werden die Wurzeln bereits im ganz jungen Knoten angelegt, und zwar auch hier im Pericykel. — Ebenso hat Festuca fluitans anscheinend in allen Knoten Wurzelanlagen aufzuweisen, desgleichen Oryza cladestina (vgl. Kirchner. p. 115).

Auch bei den im Wasser flutenden Stengeln der von mir untersuchten Vertreter von Potamogetonaceen (Potamogeton-Arten, Zannichellia) und von Hydrocharitaceen[1]) fand ich latente Wurzelanlagen in allen Knoten[2]) vor. Doch da diese Stengel nicht eigentlich als „oberirdische Sproßachsen" angesehen werden können, kommen sie für unsere Untersuchungen nicht weiter in Betracht.

Wesentlich ist das Vorkommen latenter Beiwurzeln in allen Knoten von Saccharum officinarum. Ich untersuchte auch die Stengelknoten aus einer Höhe von 3 Metern. Rings um den Stengel herum fand ich in der Rinde Beiwurzeln in großer Zahl latent angelegt. Umgab ich die Knoten mit feuchtem Moose, so trieben in kürzester Zeit die Wurzeln aus und durchflochten das ganze Moos. Auch Stecklinge, in dem Schlamm des Wasserbassins im Viktoriahaus gepflanzt, wurzelten sofort. Ein in das Wasser niedergebogener langer Halm trieb aus sämtlichen Knoten Wurzeln hervor. Tatsächlich ist ja die Vermehrung durch Stecklinge auch noch die einzige Möglichkeit, das Zuckerrohr fortzupflanzen, da die jetzigen Kulturvarietäten gewöhnlich nicht blühen. Zur Vermehrung werden in der Kultur allgemein Halmstücke mit mehreren Knoten in Furchen gelegt und genügend feucht gehalten. Am besten wird nur der alleroberste, jüngste Teil des Stengels benutzt; doch kann man auch den ganzen Halm zu Stecklingen schneiden. Diese weisen meist 2 bis 3 Internodien auf und werden horizontal eingepflanzt (nach Went. 1898. p. 290). Zumeist werden aber nur die obersten — also mit jungen Wurzelanlagen (!) versehenen — Stengelglieder der selbst bis 6 m hohen Pflanzen zur Vermehrung verwendet (nach Reinhardt. 1911. p. 444).

Auch das Zuckerrohr liebt feuchte Standorte. Vielleicht hängt damit zusammen, daß noch in allen Knoten Wurzeln angelegt werden. Ob nun direkt unter dem Einflusse der Feuchtigkeit der Atmosphäre die Anlage von Knotenwurzeln erfolgt ist, eine Erscheinung, die dann erblich fixiert worden wäre, oder ob nicht alles Gewebe für Festigungszwecke (wie bei den xerophilen Gräsern) ausdifferenziert zu werden brauchte — gleichwohl kann

[1]) Näheres über die eigenartige Entstehung der Wurzeln von Vallisneria spiralis, nicht aus dem Stengelpericykel, sondern aus dem Parenchym der Gefäßbündelscheide (dem Sonderpericykel) — also eine Entstehungsweise der Wurzeln, wie sie an Blattstecklingen und an den von mir beschriebenen Internodienstecklingen von Tradescantia fluminensis vorkommt — siehe Falkenberg (1876. p. 196. und Abb.).

[2]) Vgl. hierzu Beijerinck, 1887. p. 30.

für Saccharum das Vorhandensein von Beiwurzelanlagen in oberen Stengelpartien von Vorteil sein. Weil das Zuckerrohr die geschlechtliche Vermehrung fast ganz eingebüßt hat, ist es darauf angewiesen, sich vegetativ fortzupflanzen. Ein umgestürzter Halm geht also der Pflanze nicht verloren, sondern treibt nach Art der Legehalme (s. p. 73) auf dem feuchtwarmen Boden sofort seine latenten Wurzelknoten aus und trägt so zur Fortpflanzung der Art bei, indem in einiger Entfernung von der Mutterpflanze ein neues Individuum heranwächst.

Ein anderes Gras, das zierliche, buntblättrige Panicum variegatum (= Oplismenus imbecillus), weist gleich dem vorigen in allen Knoten latente Wurzelanlagen auf, die auch in unseren feuchtwarmen Gewächshäusern oftmals austreiben. Der Stengel kriecht auf der Erde entlang, so daß die Pflanze von Laien bisweilen für eine Tradescantia gehalten wird. Wie bei dieser treibt denn auch hier unter günstigen Bedingungen aus jedem Knoten ein ganzer Kranz von Wurzeln hervor. — Aufrechte Gräser, deren oberste Knoten Wurzelanlagen aufweisen, finden sich naturgemäß selten; wie Panicum variegatum sind es zumeist kriechende Formen, die mit dieser Fähigkeit ausgerüstet sind.

Wie Saccharum scheinen noch andere Andropogoneen in den Stengelknoten mehr oder weniger hoch Wurzelanlagen aufzuweisen. Bei Miscanthus sacchariflorus Hack. bargen auch die Knoten der obersten Partien in 70 cm Höhe ringsum Wurzelanlagen; diese trieben auch aus, wenn ich die oberen Partien als Stecklinge verwandte, und veranlaßten so das Entstehen einer neuen Pflanze. — Auch Oryza läßt sich ebenso leicht durch Stecklinge vermehren, da ihre wenigen oberirdischen Knoten — meist sind es nur drei — gleichfalls latente Wurzelanlagen führen; diese sitzen hier unmittelbar an der Blattinsertion, nicht an der Internodienbasis. Die Fähigkeit der Wurzelbildung ist hier nicht zu verwundern, da die Reispflanze ein ausgesprochener Hygrophyt ist. Gleichfalls durch Feuchtigkeit begünstigte Wurzelanlegung in den Knoten sah ich an den Halmen von Ischaemum Goebelii. Endlich fand ich Wurzelanlagen noch in den obersten Knoten der vegetativen Sproßachse — in 50 cm Höhe — bei Cynodon dactylon, die beim Anhäufeln der Pflanze mit Erde auch austrieben; auch die unteren Seitentriebe legten an ihrer Basis Wurzeln an.

Unter den Araceen ist es besonders Philodendron, welches unter jedem Knoten eine kräftige Wurzel hervorsprießen läßt. Auch diese Gattung bevorzugt feuchte Standorte, so daß der Erzeugung von Wurzeln nichts im Wege steht. Daß Monstera- und Pothos-Arten besonders kräftige Knotenwurzeln entwickeln, ist bereits weiter oben eingehend behandelt worden. Auch bei Anthurium cucullatum sah ich sämtlichen Knoten Beiwurzeln ringsum entspringen.

Verschiedene Orchideen treiben aus der aufrechten Sproßachse mehr oder weniger regelmäßig angeordnete Wurzeln. Sind die Internodien nur kurz, so ist nicht zu unterscheiden, ob die Wurzeln am Knoten oder am Internodium entstehen. Beide sind ja hier anatomisch auch kaum unterschieden. — Bei den kletternden Vanda-Arten mit zweizeiliger Blattstellung, z. B. bei Vanda tricolor, sind die Beiwurzeln zumeist senkrecht zu dieser Blattstellung inseriert, so daß Blätter und Wurzeln zusammen in Kreuzstellung stehen. Freilich nur vereinzelt und in bestimmten Abständen treten die Luftwurzeln an der Sproßachse auf. — An einer von

Herrn Prof. M. Koernicke aus Zeylon mitgebrachten Vanda spathula entsprangen die Wurzeln im Knoten, senkrecht zur Blattinsertion; in einem Falle sah ich aber mitten auf einem 3 cm langen Internodium eine kräftige Wurzel hervorsprossen. — Ähnlichen Habitus, wie die vorige, zeigt Epidendron radicans; bei ihr entspringen die Kletterwurzeln nur vereinzelt am Sprosse.

An jedem Knoten entstehen am Sprosse der Vanilla planifolia eine bzw. zwei Beiwurzeln; dies Verhalten ist anscheinend fixiert, je nach der Unterart. Die zweite Beiwurzel tritt dann meistens etwas später hervor. Aber auch diese Wurzeln werden relativ früh, unmittelbar unter dem Vegetationskegel angelegt. Da die Vanille feuchtwarme Standorte liebt, gelangen die Wurzeln stets zum Austreiben. Auch sie entspringen am Sprosse rechtwinklig zur Blattstellung. Gelangen die kletternden Sproßachsen zur Erde, so treiben sie kräftige Nährwurzeln aus den Knoten; dagegen dienen die aus dem rankenden Sproß hervortretenden Wurzeln zunächst nur als Kletterorgane, indem sie die Zweige der Stützbäume umranken. Aber „allmählich wachsen die Haftwurzeln an den Stamm entlang bis zur Erde, an deren Oberfläche sie sich stark verzweigen, um nunmehr als Organe für Nahrungsaufnahme zu fungieren" (nach Preuß, 1901. p. 285). Der Vanillestamm stirbt dann an seinem unteren, basalen Ende ab, ohne das Wachstum der Pflanze irgendwie zu beeinträchtigen. Darauf beruht auch die gewöhnliche, vegetative Vermehrung der Vanille. Denn sie ist eine Kulturpflanze und wird als solche — nach Preuß, 1901. p. 283 — nur vegetativ, durch Stecklinge[1]) vermehrt; je mehr Knoten, d. h. Wurzelanlagen diese haben, um so schneller wachsen sie. Anzucht aus Samen ist nirgends üblich. — Stecklinge, die ich im feuchtwarmen (Nepenthes-) Haus auf eine Schale mit feuchtem Moos legte, wuchsen ungestört zu neuen Pflanzen heran. — Die Wurzeln nehmen ihren Ursprung aus Pericykelgewebe, wie auch alle anderen Beiwurzeln der Orchideen[2]).

Wie Vanilla klettert auch eine andere Orchidee Galeola altissima an Bäumen empor; auch bei ihr treibt aus jedem Knoten eine Wurzel hervor (vgl. Pfitzer, 1889. p. 108. Fig. 107).

Während bei Vanda tricolor, ferner bei Macroplectrum sesquipedale Pfitz. und Ornithidium densum Rchb. die Wurzeln mehr dem Knoten entspringen, treten sie z. B. bei Bolbophyllum Lobii Lindl. auch schon am Internod auf; doch sind die kriechenden Sproßachsen der letzten beiden schon als Rhizom anzusehen.

Auch unter den Commelinaceen weisen kriechende Kräuter Wurzelbildung an allen Knoten der Sproßachse auf. Von Tradescantia fluminensis ist diese Eigenschaft bereits eingangs (p. 2) erwähnt worden; alle Knoten der vegetativen Sproßachse bergen rings um den Zentralzylinder herum latente Wurzeln. Diese Knotenwurzeln stehen stets in einem gewissen Zusammenhange mit der Anordnung der Gefäßbündel. Deren Verlauf ist kompliziert und weicht etwas von dem der Gramineen ab. Um daher die Entstehung und den Anschluß der Knotenwurzeln recht verstehen zu können, ist es nötig, den Bündelverlauf näher zu betrachten.

[1]) Neben Vanilla werden in der Praxis auch noch andere stammbildende Arten, wie Vanda und Angrecum durch Stecklinge vermehrt.

[2]) Eine exogene Entstehungsweise nach Art von Seitenknospen zeigen die Wurzeln von Neottia Nidus avis (nach Falkenberg, 1876. p. 196, wo er Irmisch, Drude und Warming zitiert).

Der **Gefäßbündelverlauf** der Commelinaceen ist eine Modifikation des Palmentyps und von de Bary (1877. p. 279) als eigener „Commelineentypus“ beschrieben worden. Es kann hier verwiesen werden auf dessen Darstellung des Stengelbaues von Tradescantia fluminensis, die er als Tradescantia albiflora beschreibt[1]). — Im Internodium verlaufen alle Bündel geradlinig und parallel, und zwar in der Mitte des Zentralzylinders vier kreuzweise gestellte „vereintläufige Bündel“, und außerhalb dieser ein „unregelmäßiger Kreis von acht schwächeren“; dies sind nach de Bary die „getrenntläufigen Bündel“, welche in die Blätter hinaustreten. An der Peripherie des Zentralzylinders liegen, in einem Stereomring eingebettet, etwa zwölf „stammeigene Bündel“. Gravis (1898) hat nun nachgewiesen, daß bei den Commelinaceen stammeigene Bündel nicht vorhanden sind, und daß deren Annahme ein von Falkenberg übernommener Irrtum de Barys war. Gravis, dessen Angaben von Eberhardt (1900) bestätigt wurden, unterscheidet im Internodium von Tradescantia: 1. Blattspuren und 2. aus deren Verschmelzung hervorgegangene Anastomosenbündel (vereintläufige Bündel). Ein Teil der letzteren verläuft in der Mitte des Zentralzylinders, um hier die vier inneren Bündel zu bilden; die anderen Anastomosenbündel wenden sich zur Peripherie des Zentralzylinders zurück und liegen hier im Pericykelgewebe eingeschlossen, das zum Stereomring differenziert worden ist; dies ist der äußere Ring von Anastomosenbündeln, die von de Bary fälschlich als stammeigene Bündel angesehen wurden. Diese „vereintläufigen Bündel“ an der Peripherie sind es auch, an denen an den Internodienstecklingen die Wurzeln regeneriert wurden (deren Beschreibung s. p. 24). Zwischen beiden Anastomosenbündelkreisen liegen die Blattspurbündel sternförmig angeordnet; von ihnen befinden sich diejenigen Bündel, die die ausgesprengten Ecken des Sternes bilden, in der Nähe des Stereomringes (in de Barys Fig. 120 bei b). — Im Knoten verzweigen sich die „vereintläufigen Bündel“ und anastomosieren untereinander. Auf der dadurch gebildeten gürtelförmigen Fibrovasalmasse des Knotens sind die Stränge des nächsthöheren Internods inseriert (Falkenberg. p. 117). Zu den Blattspurbündeln und Anastomosenbündeln gesellt sich im Knoten noch eine dritte Bündelkategorie, nämlich 3. die Anschlußbündel des Achselsprosses (Gravis' „faisseaux gemmaires“). Sie verlaufen im Knoten horizontal und umgeben die im Pericykel eingebetteten „äußeren Anastomosenbündel“, mit denen sie auch kommunizieren. Ein wenig oberhalb der Achselsproßbündel, noch im Knoten, werden die normalen Beiwurzeln angelegt; sie entstehen aus Pericykelgewebe, das hier länger bildungsfähig bleibt, während es schon unmittelbar darüber im Internodium zum Stereomring differenziert wurde. Schon Trécul hatte die Beiwurzeln in jedem Knoten von Tradescantia zebrina beobachtet, jedoch glaubte er, daß die Wurzeln direkt vor den Kommunikationen der „äußeren Anastomosenbündel“ entständen (ceux [sc. faisseaux] de la circonférence sont unis entre eux par l'anneau fibrovasculaire, sur lequel naissent les racines. p. 318). In der Tat hat es auch sehr oft den Anschein, als ob die Beiwurzeln des Knotens direkt vor

[1]) Nach G. B. Clarke, dem Autor der Commelinaceen, ist: Tradescantia fluminensis Vell. = Tr. albiflora (de Barys) = Tr. viridis. Fast identisch mit dieser ist nach Gravis (1898. p. 81): Zebrina pendula Schnitzl. = Tradescandia zebrina (hort.) = Tr. argentea (bei Falkenberg) = Zebrina discolor (bei Mangin) = Tr. tricolor.

einem horizontalen Vermittlungsstrange oder vor den peripheren Achselsproßbündeln entständen, etwa aus dem Parenchym von deren Gefäßbündelscheide. Durchaus unrichtig aber ist de Barys Angabe (1877. p. 328); anstatt die Wurzeln in ihren verschiedenen Entwicklungsstadien zu betrachten, hat er nur die fertigen studiert. So kam er zu dem falschen Schlusse, daß die Wurzeln, die im Knoten der Commelinaceen oberhalb der Vereinigungsstelle der Blattspurbündel entständen, ihre Bündel horizontal in den Stamm bis zu dem stammeigenen Bündelkreise hineinsenden, wo sie sich in horizontal divergierende Schenkel teilten, welche miteinander einen rings um die ganze Peripherie gehenden niedrigen „Quergürtel" bilden sollten. Indes hatte vorher schon Falkenberg (1876. p. 85) festgestellt, daß — bei Panicum — das Netzwerk, welches den Knoten durchsetzt, in keiner direkten Beziehung zu den Beiwurzeln steht, die ja in den oberen Partien des Stengels vielfach gänzlich fehlen, und daß es somit keine Verzweigung der Wurzelbündel gibt, welche an der komplizierten Struktur des Knotens Anteil hätten. Dann betont auch Mangin (1882. p. 319 u. p. 326), daß weder bei den

Fig. 7. Gefäßbündelverlauf der Commelinaceen (Tradescantia virginica). Abbildung nach Gravis, 1898, Fig. 138. In der Figur sind die runden, isolierten, quergetroffenen Bündel die austretenden Blattspuren; die horizontalen Leitbahnen bilden den ceinture gemmaire externe, d. h. die Anschlußbündel der Achselknospe. Bei Rc ist eine Wurzel mit ihren Anschlußbahnen inseriert; die Wurzeln liegen also oberhalb der „ceinture gemmaire".

Gramineen noch bei den Commelinaceen die Wurzeln sich an der Bildung des Netzwerkes beteiligten, das quer durch den ganzen Knoten läuft. — Nach meinen eigenen Untersuchungen an Tradescantia fluminensis kann ich die Angaben von Gravis nur bestätigen. Nach seinen Ausführungen (p. 87) entstehen die Beiwurzeln in jedem Knoten frühzeitig in einer Ebene, die etwas höher liegt als die „ceinture gemmaire externe". Ihr Anschluß an die horizontalen Achselsproßbündel und gleichzeitig an die peripherischen „Anastomosenbündel" des Stengels erfolgt durch Vermittlung von sehr kurzen, netzförmig verdickten Tracheiden, die sich aus Parenchymzellen umbilden. Das ist auch deutlich auf der von Gravis dargestellten Abbildung erkennbar (vgl. Fig. 7).

Auf die Beschreibung des Bündelverlaufs im Knoten der Commelinaceen bin ich deshalb näher eingegangen, weil jener für das Verständnis der Wurzelentstehung wichtig ist, und weil bloße Querschnitte keinen Einblick gestatten in den komplizierten Bündelverlauf, ein Grund auch, weshalb sogar bedeutende Anatomen eine unrichtige Darstellung hiervon geben konnten.

Die Knotenwurzeln der Tradescantia fluminensis entstehen also aus Pericykelgewebe, dicht über den in der Peripherie des Zentralzylinders horizontal verlaufenden Anschlußbündeln der Achselknospe. Sie werden frühzeitig rings um den Stengel angelegt und gelangen unter günstigen Bedingungen zum Austreiben. Sind aber alle hervorgesprossen, so können gewöhnlich nach ihrer Entfernung keine weiteren regeneriert werden (vgl. p. 2).

Ähnliche latente Wurzelanlagen fand ich auch in Knoten der oberirdischen Sproßachse bei verschiedenen anderen Commelinaceen. Daß die kriechenden Stengel der an feuchtwarmen Standorten verbreiteten Cyanotis Kewensis Wurzelanlagen aufweisen, die unter den normalen günstigen Bedingungen auch zum Austreiben gelangen, ist nicht zu verwundern. Merkwürdiger ist zweifellos, daß auch die ganz xerophil gebaute, Trockenheit liebende Cyanotis Somalensis in allen Knoten rudimentäre Wurzeln birgt, die unter normalen Verhältnissen wohl nie hervorbrechen. An Stecklingen beider Arten trieben die Wurzelanlagen sofort aus und sicherten deren Fortleben als neue Pflanzen.

Einen Übergang zur nächsten Gruppe bilden gewisse Commelinaceen, die in ihren oberirdischen Sproßachsen keine latente Wurzelanlagen mehr aufweisen, deren Pericykelzellen aber ausnahmsweise lange ihren embryonalen Charakter bewahren, so daß auch ältere Stecklinge noch Wurzeln bilden können. Ja, man könnte fast von einer Regeneration von Wurzeln aus einem Dauergewebe reden, als welches dann das Pericykelparenchym zweifellos angesehen werden kann. Doch aus Zweckmäßigkeitsgründen soll die Besprechung dieser Pflanzen an dieser Stelle geschehen:

Tradescantia virginica treibt wohl aus den Knoten des unterirdischen Rhizoms Wurzeln, doch die Knoten des oberirdischen Stengels weisen am normalen Sproß keinerlei Wurzelanlagen auf. Da die Stengel natürlich ohne ein Cambium sind, sollte man nach den bisherigen Erfahrungen annehmen, daß Sproßachsen als Stecklinge keine Wurzeln regenerieren könnten. Gleichwohl vermochte ich stets festzustellen, daß alle Stecklinge von Tr. virginica — mochten sie dicht über der Erde abgeschnitten sein oder den obersten, blühenden Partien entstammen — stets ringsum aus den Knoten Wurzeln schlugen. An mikroskopischen Querschnitten stellte ich fest, daß nur der jeweils unterste, in den Sand gesteckte Knoten Wurzeln bildete, während im nächst höheren Wurzeln nicht mal latent angelegt wurden, auch wenn der Steckling in der feuchtwarmen Luft eines „Schwitzkastens" kultiviert wurde.

Diese Wurzeln gehen auch hier aus Pericykelgewebe hervor, das bei Tr. virginica außerordentlich lange regenerationsfähig bleibt und nur bei Bedarf, sogar sehr spät Wurzeln anlegt. Selbst die ältesten, basalen Partien eines ausgewachsenen Stengels bewurzelten sich am Knoten. Erst wenn der Stengel bereits im Absterben begriffen war, übernahmen die austreibenden Seitenknospen an ihrer Basis allein die Bildung von Beiwurzeln. War der Steckling selbst nur kurz und ohne oberen Knoten, so trieben doch am Hauptsproß aus dem einzigen Knoten Wurzeln hervor. Die Achselknospe dieses (basalen) Knotens trieb dann aus; zuerst wurde sie von den Knotenwurzeln des Hauptsprosses ernährt, dann erst bildete der auswachsende Sproß seine eigenen Wurzeln und stieß die Hauptachse ab. Bisweilen trieben sogar aus den Knoten der schon im Absterben begriffenen Hauptachse noch Wurzeln hervor, zwar nicht mehr rings herum, wohl aber neben und unterhalb der Achselknospe. Hier scheint also das Pericykelgewebe am längsten

embryonalen Zustand zu bewahren. Zudem war auch gerade diese Partie durch das reiche Geflecht der Leitungsbahnen der Achselknospe mit Nährstoffen berieselt. — Nachdem sich dieser austreibende Seitensproß unmittelbar an seiner Basis bewurzelt hatte, legte er in seinen höheren Knoten keine Wurzeln an, auch dann nicht, wenn diese noch mit Wasser bedeckt waren oder durch Moos feucht gehalten wurden. Wurde aber der mit Wurzeln versehene Knoten dieses Seitensprosses entfernt und der Seitensproß nunmehr wieder als Steckling benutzt, so konnte der vorher von Wurzelanlagen freie Knoten jetzt sehr wohl Wurzeln bilden. Daraus geht hervor, daß an Stecklingen von oberirdischen Sprossen der Tradescantia virginica nur der jeweils am tiefsten gelegene Knoten Wurzeln zu regenerieren vermag. — Wurden die Wurzeln eines Knotens entfernt, nachdem alle ausgetrieben waren, so konnten aus diesem Knoten gewöhnlich keine neuen mehr hervorgebracht werden: das Pericykelgewebe schien damit seinen embryonalen Charakter eingebüßt zu haben. Dafür bildeten die Seitentriebe an ihrer Basis zahlreiche Wurzeln aus. — An Stecklingen, deren Wurzeln entfernt waren, oder an zu alten Sproßachsen ohne Wurzelregeneration trieben am Hauptsproß die Seitenknospen der höheren Knoten aus, und bildeten, selbst in trockener Zimmerluft, an ihrer Basis kurze Wurzelstummel; die Assimilate waren nicht in den Hauptsproß abgeleitet worden. Es zeigt sich somit, daß durch Korrelation zwar die oberen Knoten eines solchen Stecklings keine Wurzeln mehr anlegen konnten, wohl aber vermochten dies die zugehörigen Seitentriebe an ihrer Basis.

Anatomisches: Die Wurzeln an dem jeweils untersten Stengelknoten gehen also auch aus Pericykelgewebe hervor; jedoch ist ihre Entstehung ein wenig von der bei Tradescantia fluminensis beschriebenen verschieden. Denn während die Wurzeln bei dieser, wie auch an den Rhizomknoten von Tr. virginica, dicht bei den Anschlußbündeln des Achselsprosses entstehen, so werden sie nach meinen Beobachtungen an den Stecklingen der oberirdischen Sprosse von Tr. virginica weit über diesen Anschlußbündeln angelegt. Sie bilden sich unmittelbar vor den vertikalen, peripherischen „vereintläufigen Bündeln", ohne sich an die Nachbarbündel anzuschließen, ganz ähnlich, wie die auf p. 24—26 beschriebenen Internodienwurzeln von Tr. fluminensis.

Das eben für Tradescantia virginica Beschriebene trifft auch für Heterachia pulchella zu. Auch bei dieser einjährigen Commelinacee sind die Knoten der oberirdischen Sprosse ohne Wurzelanlagen; sie weisen aber auch bei dieser einen sehr bildungsfähigen Pericykel auf, so daß sich Stecklinge aus beliebigen oberirdischen Partien stets an den Knoten bewurzeln.

Wie Tradescantia fluminensis führt auch Campelia zanonia (Spironema fragrans?) in den Knoten der vegetativen Sproßachse rings um den Stengel zahlreiche latente Wurzelanlagen. An einer ausgewachsenen Pflanze, deren Blütenstand in 90 cm Höhe sich zu verzweigen begann, waren rudimentäre Wurzeln bis zu einer Höhe von 45 cm in den Knoten anzutreffen. Die Sproßachse oberhalb der letzten Wurzelanlagen diente als Blütenschaft; seine Internodien streckten sich auf ca. 9 cm, während sie am unteren, vegetativen, wurzelbergenden Teile nur etwa 2 cm lang waren.

Die Wurzeln entstehen auch hier nicht außen vor den horizontal verlaufenden Vermittlungssträngen des Knotens, sondern oberhalb dieser. Dicht über der interkalaren Zone ist der Pericykel als Stereomring differenziert. Die Knotenwurzeln gehen unmittelbar aus Pericykelzellen hervor,

zumeist aus solchen, die zwischen zwei äußeren vertikalen Gefäßbündeln liegen. Seine Zellen machen hier dicht über dem Netz der Vermittlungsbündel vielfach tangentiale Teilungen durch. Aus diesen Tochterzellen entstehen die Wurzelherde und später ihre Anschlußbahnen. Daß die Anwesenheit von horizontalen Bündelanastomosen im Knoten nicht die Wurzelbildung veranlaßt, erhellt daraus, daß solche Vermittlungsstränge auch noch in den oberen Partien, am Blütenschaft, zu finden sind, in dessen Knoten latente Wurzelanlagen nie mehr auftreten. Die Anschlußbahnen des Achselsprosses verlaufen bei Campelia (im Gegensatz zu den bisher besprochenen Fällen) nicht im Pericykel, an die peripherischen „vereintläufigen Bündel" sich anschließend, sondern sie führen direkt von der Achselknospe als breiter Kanal zu den inneren „Anastomosenbündeln", an deren Verschmelzungszone sie ansetzen. Nur beim Passieren des Pericykels schließen sich von den benachbarten vertikalen Stammbündeln einige Stränge den Achselknospenbündeln an. Daraus geht wiederum hervor, daß allgemein die Anschlußbahnen des Achselsprosses für die Wurzelbildung gänzlich belanglos sind.

Bei den im freien Lande stehenden Pflanzen von Commelina coelestis fand ich Wurzeln bis zum vierten oberirdischen Knoten — in ca. 15 cm Höhe — angelegt. Die schräg wachsenden Stengel neigen sich durch ihre Schwere leicht bis auf die Erde. Dann treiben sofort die Beiwurzeln aus. Die Knoten des Blütenstandes fand ich frei von Wurzelanlagen. Sämlingspflanzen von dieser Commelina wurden nun von mir frühzeitig immer bis zum Vegetationspunkt mit Erde oder Sägemehl angehäufelt. Aus allen Knoten trieben Wurzeln hervor, auch aus denen des Blütenstandes.

Endlich sei noch die Liliacee Geitonoplesium cymosum erwähnt. Stecklinge dieser australischen Liane wuchsen stets an, auch wenn sie den obersten Stengelpartien entstammten. Schon äußerlich war erkennbar, besonders an älteren Stengeln, daß in der Nähe des Seitentriebes, nicht nur an seiner Basis, sondern auch am Hauptstengel selbst, unterhalb der Seitenknospe und besonders neben dieser, eine Anzahl Wurzelanlagen entstanden waren. — Querschnitte durch ganz junge Sprosse ließen erkennen, daß diese Wurzeln sehr früh angelegt wurden; sie waren aus Pericykelgewebe des Stengels zu beiden Seiten der Achselknospe gebildet worden. Auch unterhalb der Seitenknospe geführte Schnitte zeigten das Vorhandensein latenter Wurzeln. — Diese entstehen also nicht nur nachträglich infolge der hier vom Seitensproß abgelagerten Assimilate, sondern sie sind z. T. bereits frühzeitig latent neben der noch schlummernden Blattachselknospe anzutreffen.

Kapitel 9.

β) Wurzelanlagen nur an den unteren Knoten der Sproßachse.

Schon bei Campelia war erwähnt, daß am oberirdischen Stengelteil in gewisser Höhe die Anlegung von Beiwurzeln unterbleibt, nämlich dann, wenn der vegetative Sproß in den Blütenschaft übergeht. Bei anderen Pflanzen aber bleiben selbst die oberen Knoten der vegetativen Sproßachse, die also noch nicht zum Blütenschaft gezählt werden können, oft frei von latenten Wurzeln. Wir hatten gesehen, daß solche Knotenwurzeln noch bis zu einer gewissen Höhe, oft noch meterhoch angelegt werden. Andererseits aber kann ihre Erzeugung bis auf die Stammbasis reduziert sein. Die höchsten Anlagen von Knotenwurzeln, welche nur an der unteren Stengel-

partie auftreten, konnte ich an Bambushalmen feststellen. Bereits Mangin (1882. p. 321) erwähnt, daß Bambusa mitis ein ausgezeichnetes Beispiel für rudimentäre latente Wurzeln abgibt, die an jedem Knoten des oberirdischen Stengels in Bodennähe entstehen. Auf der Querschnittsebene findet man sie auch noch weit ab von der Achselknospe am Stengelknoten angelegt, von deren Anschlußbahnen ihre Bündel unabhängig sind.

An kräftigen Halmen von Bambusa verticillata Willd. im Münchner Botanischen Garten machte ich folgende Beobachtung: Den Knoten der Bambusrhizome entspringen ringsum Wurzeln. An den oberirdischen Knoten verlieren sich dann allmählich die Wurzelanlagen. Dicht über der Erde sind sie noch in großer Zahl rings um den Knoten 1 cm oberhalb des Blattansatzes verteilt. Weiter nach oben zu wird eine Partie gegenüber der Achselknospe frei von Wurzelanlagen. Diese Lücke wird in apikaler Richtung immer größer, so daß schließlich nur noch zu beiden Seiten der Achselknospe latente Wurzeln anzutreffen sind, bis auch diese schließlich ausbleiben. An den Gewächshaushalmen war die oberste Wurzelanlage ca. in 3 Meter Höhe gelegen. In einem Falle aber sah ich noch bis in einer Höhe von 5,5 Metern die Höcker der latenten Wurzeln am Halme selbst auftreten. Vielleicht wird unter den günstigen Bedingungen in Südasien die Anlegung von Wurzeln noch weiter am Halm hinaufgehen. Da die Seitensprosse zweiseitig angeordnet sind, so steht auch der Wurzelkreisbogen abwechselnd auf beiden Seiten. Es gelang mir nicht, solche Wurzelanlagen an älteren Halmen zum Austreiben zu bringen, nachdem ich sie mit stets feucht gehaltenem Moos unwickelt hatte: in jugendlichem Zustande wären sie vielleicht noch zum Austreiben fähig gewesen. — Naturgemäß konnte ich keine dicken Halme zur Stecklingskultur heranziehen, aber wurzellose Seitensprosse aus der Blattkrone konnte ich nie zur Wurzelregeneration veranlassen.

Wie bei Bambusa geht auch bei Phalaris arundinacea das Rhizom allmählich in die oberirdische Sproßachse über. So kommt es, daß zunächst auch die oberirdischen Knoten genau so wie die des Rhizoms mit Beiwurzeln besetzt sind. Oberhalb des Wassers oder der Erde werden Wurzeln am Halm selbst allmählich nur noch zu beiden Seiten der Achselknospe angelegt. So konnte ich bis zu einer Höhe von 50 cm, d. i. am 7. oder 8. oberirdischen Knoten, zwei rudimentäre Wurzeln neben der Insertion des Seitentriebes am Hauptsproß erkennen. An Stecklingen trieben die Beiwurzeln direkt aus dem Halm aus. Stecklinge aus noch höheren Partien konnten sich nur an der Basis der austreibenden Seitenknospen bewurzeln (vgl. p. 73).

Ganz ähnlich sind die Beiwurzelverhältnisse bei Phragmites communis. An Halmen, die im Wasser wuchsen, beobachtete ich Wurzelrudimente rings um den Stengel herum, bis etwa zum vierten Knoten oberhalb des Wasserspiegels in 40 cm Höhe; an höheren Knoten waren auch mikroskopisch keine Anlagen mehr aufzufinden. — Für beide letztgenannte Gramineen trifft es wieder zu, daß sie an feuchten Standorten wachsen, entweder im Wasser selbst oder an den Ufern langsam fließender Gewässer (s. Kirchner. p. 133).

Knotenwurzeln bis zu einer bestimmten Höhe am oberirdischen Sproß finden sich auch bei verschiedenen einjährigen Getreidearten. Ich untersuchte Zea Mais und Avena sativa. — Gewisse Getreidearten legen, wie schon p. 31 erwähnt ist, bereits im Keimling neben der Haupt-

wurzel auch noch Nebenwurzeln an, „wohl als Folge der starken Entwicklung der Frucht“ (Kirchner. p. 25). An der jungen Pflanze bleibt zunächst die unterste Partie des Halmes kurzgliedrig mit dicht aufeinandersitzenden Knoten — den „Bestockungsknoten“ —, weil diesen die erforderlichen Wurzeln und die Seitentriebe entspringen. Da die schwachen Primärwurzeln den Ansprüchen der Getreidepflanzen keineswegs genügen, so müssen die aus dem Bestockungsknoten hervorbrechenden Beiwurzeln die Ernährung der Pflanze mit übernehmen. Erst in jüngster Zeit hat man dieser Tatsache größeren Wert beigelegt, und eine Richtung in der modernen Pflanzenzucht geht darauf aus, der Ausbildung der Bestockungsknoten weitgehende Aufmerksamkeit zu schenken und die Ausdehnung jener auf eine möglichst große Halmfläche zu erreichen. — In der Tat läßt sich, wie bereits Versuche von Seelhorst u. a. ergaben, durch Anhäufeln von Erde am Getreidehalm eine viel kräftigere Bewurzelung erzielen. Diese bedingt dann ihrerseits die bessere Ernährung und Kräftigung der Pflanze. Auf solcher Beobachtung beruht auch die jüngst von Demtschinsky (1911) propagierte „Ackerbeetkultur“. Der Verf. widerlegt (p. 30) die ganz irrige Meinung, daß die Beiwurzeln aus oberen Knoten nur Stützwurzeln seien und sich nicht verzweigen könnten. Für ihn sprechen auch die Beobachtungen Fruhwirths, der in seiner „Züchtung der Kulturpflanzen“ gleichfalls dafür eintritt, daß durch Bedeckung der höher gelegenen Stengelknoten (oberhalb der Bestockungsknoten) diese zur Bildung von Wurzeln veranlaßt werden, so daß oberhalb der sonst embryonal bleibenden Knotenwurzeln noch eine neue Reihe von Beiwurzeln entsteht. Demtschinsky (p. 59) stützt sich auch auf eine Angabe aus dem „Kurs der Allg. Botanik“ von van Tieghem, nach welcher man Beiwurzeln auf der Unterseite eines Weizenhalmes hervorrufen könne, wenn dieser durch Niederwalzen an die Erde gedrückt wird. Als letzte Literaturangabe hinsichtlich dieses Punktes verweise ich auf eine Veröffentlichung von C. Kraus (1890. p. 407). Er beobachtete Wurzelbildung an allen Knoten von Haferpflanzen infolge mangelhafter Beleuchtung während des ersten Teils ihrer Entwicklung. „Während der späteren Entwicklungsperiode machte sich in allen Knoten die Neigung geltend, Wurzeln zu treiben“ (p. 408). Kraus beobachtete an einer Pflanze noch am elften Knoten drei Wurzeln, die bis 6 cm lang waren; jedoch „keiner der Bestockungstriebe ernährt sich mit eigenen Wurzeln“ (p. 410). An einem anderen Haferhalme stellte er noch im zwölften Knoten zwei lange Wurzeln fest. Die Seitensprosse wiesen am basalen Knoten zahlreiche, aber höchstens einige mm lange Wurzeln auf: die Ernährung erfolgte immer durch die Mutterachse.

Ich selbst hatte, bevor mir diese Mitteilung bekannt wurde, Haferpflanzen in Töpfe eingepflanzt und im Kalthaus während des Frühlings kultiviert. Ich wollte versuchen, ob ich die Zahl der wurzelbildenden Knoten oberhalb der Bestockungsknoten durch Beeinflussung vermehren könnte. Zu dem Behufe stellte ich jeweils einen leeren Blumentopf über die Pflanze, deren Sproßachse ich durch das stark erweiterte Abzugsloch leitete, und füllte stets Erde oder Sägemehl bis zum Vegetationspunkt nach. Es wurde beobachtet, daß die Assimilationsorgane erhalten blieben. Die oberen Blätter wurden über dem obersten Topfe ausgebreitet, die tiefer stehenden leitete ich zwischen zwei Töpfen nach außen. Der unterste Topf mit dem Bestockungsknoten wurde nach Möglichkeit trocken gehalten, während ich für hinreichende Durchfeuchtung des Sägemehls der anderen, übereinander stehenden Töpfe

sorgte. Durch Feuchthaltung und Verdunklung der höheren Halmpartien gelang es mir in der Tat, Wurzelbildung an oberen Knoten hervorzurufen, in denen sonst nicht mal latente Anlagen mikroskopisch nachgewiesen werden konnten. So waren an meinen Versuchspflanzen bis zum neunten Knoten Wurzeln aus dem Halm selbst hervorgetrieben, 35 cm vom Korn entfernt. Die übrigen vier oberen von den ca. 13 Stengelknoten des Halmes hatten keine Wurzeln hervorgebracht, wohl aber waren ihre Seitenknospen ausgetrieben. Der am elften Knoten sitzende Seitensproß in 50 cm Höhe hatte noch zwei sehr lange Wurzeln aus seiner Basis hervorgetrieben, der zwölfte sowie der dreizehnte Knoten (letzterer in 75 cm Höhe) war ohne Seitensproß und ohne Wurzelanlagen geblieben; er gehörte der fertilen Sproßachse an.

Vergleichende Übersicht:

Avena sat.	Feldpflanzen	Versuchspflanzen
Ende des Bestockungsknotens	4 cm[1]) am 4. Knoten	
Stelzwurzeln	8 cm am 5. Knoten	
Oberste Beiwurzeln	16 cm (Ausnahme!) am 6. Knoten	35 cm am 9. Knoten
Oberster Seitensproß mit Wurzeln	—	50 cm am 11. Knoten
Oberster Knoten	119 cm = 12. Knoten	75 cm = 13. Knoten

An meinen Versuchspflanzen waren die Beiwurzeln der oberen Knoten alle kräftiger als die Wurzeln der eigentlichen (unteren) Bestockungszone entwickelt und hatten so wesentlich zur Verstärkung des Halmes beigetragen. Gegenüber den kräftigen Freilandpflanzen waren die Internodien der Versuchspflanzen kürzer und schmächtiger geblieben. Im Vergleich mit den von Kraus beschriebenen Haferhalmen hatten meine Versuchspflanzen in den obersten Stengelknoten Wurzeln nicht gebildet, andererseits aber hatten die Seitentriebe in 50 cm Höhe noch kräftige Wurzeln aus ihrer Basis getrieben.

Ähnliche Ergebnisse wie beim Hafer erhielt ich von den beeinflußten Maispflanzen. Diese kultivierte ich im Frühling im feuchtwarmen Viktoria-Haus. Ihre Sproßachsen wurden zur Verdunklung in eine Pappröhre gestellt und frühzeitig mit Moos bis zum Vegetationspunkt umgeben, noch ehe die Streckung eintrat. Bei manchen Pflanzen schnitt ich auch noch auf einer Seite die Blattscheide bis auf den Stengel weg, damit seine Partien unter dem direkten Einfluß der Feuchtigkeit ständen. Durch diese Moos-hülle gelang es mir, auch beim Mais die wurzelbildenden Knoten höher am Stengel hinauf zu verschieben. Die obersten Knoten unmittelbar unter der Blüte konnte ich jedoch auch hier nicht zur Anlegung von Wurzeln veranlassen, trotzdem ich die Stengel in feuchter Luft und verdunkelt kultivierte, und anderseits durch Trockenhalten der unteren Bestockungsknoten ein „Bedürfnis" nach Wurzelbildung in der Pflanze erwecken wollte, derart,

[1]) Die Entfernungen sind gemessen vom Samenkorn aus.

daß in der trockenen Erde das Wachstum der normalen Wurzeln gehemmt wurde, so daß sie nicht mehr so wirksam als Anziehungszentren für wurzelbildende Baustoffe in Betracht kämen, wodurch diese dann an günstigeren Stellen ihre Wirksamkeit ausüben sollten. Indes schienen mir die wurzelbildenden Baustoffe doch hinabgeleitet zu werden, auch wenn ich durch Einschnitte in die oberen Knotenpartien eine Stauung der Baustoffe in den lokal zerstörten Leitungsbahnen hervorrufen wollte. Wurzelentstehung aus Callus konnte ich nicht herbeiführen, da nach Einschnitten quer in den Stengel sich wohl die Zellen am Schnitt streckten, aber keine Calluswucherung hervorriefen (vgl. Goebel 1908 a, p. 227!).

Gleichzeitig mit den Pflanzen im Viktoria-Haus hatte ich auch noch in einem trockenen Kalthaus Maiskulturen angesetzt, die in kleinen Töpfen standen und daher schlecht ernährt wurden. Diese „Hungerpflanzen" bildeten nur in den untersten Knoten Wurzelanlagen aus (s. Tabelle). — Auf die Anordnung der Wurzeln im Maisknoten und ihren Gefäßbündelanschluß ist bereits p. 53 hingewiesen worden. Strasburger sagt in seinen „Leitungsbahnen" (p. 347), daß „ruhende Wurzelanlagen eventuell in dem achten, ja in einem noch höheren Knoten, 40 cm und mehr über dem Boden ausgebildet" werden. Sie erscheinen als ein Kranz regelmäßig verteilter Höcker, die alle nebeneinander nur wenig über der Oberfläche der Internodienbasis vorspringen. Sie gehen aus Pericykelgewebe hervor. Zur funktionellen Ausbildung gelangen normalerweise aber nur die Wurzelanlagen der im Boden und dicht über der Erde gelegenen Knoten.

Zea Mais	Oberste Wurzelanlage	Oberster Knoten	Gesamthöhe der Pflanze
Normale Pflanzen . . .	im 7. Knoten in 40 cm Höhe	12.—15. Knoten in ca. 175 cm Höhe	über 2 m[1])
Vers.: Hungerpflanzen	im 3. Knoten in 13 cm Höhe	7.—10. Knoten in 35 cm Höhe	50 cm
Vers.: Feuchtkultur (Viktoria-Haus)	im 9. Knoten in 80 cm Höhe	15. Knoten in 175 cm Höhe	230 cm
Herbarpflanze (Riesenexemplar; tropisch?) .	im 10. Knoten in 149 cm Höhe	über 18. Knoten in 235 cm Höhe abgebrochen	

Die Hungerpflanzen hatten also fast die gleiche Anzahl Knoten gebildet wie die gut ernährten Maispflanzen. Dagegen trat hinsichtlich der Höhe der Wurzelanlegung ein wesentlicher Unterschied zwischen beiden zutage.

Meine Versuche mit Hafer und Mais zeigen demnach, daß infolge des Vorhandenseins von genügend Baumaterial, verbunden mit dem Aufenthalt in feuchter Luft, und infolge der Verdunklung der wurzelbildenden Partien bewirkt wird, daß auch in noch höheren Knoten als normal Beiwurzeln angelegt und ausgebildet werden. Der oberste Knoten aber, der wohl dem fertilen Teile der Sproßachse zuzurechnen ist, konnte trotz aller Beeinflussung nicht zur Wurzelanlegung veranlaßt werden. Anscheinend ist

[1]) Der Mais kann in den Tropen eine Höhe von 5—6 m erreichen (nach Reinhardt. 1911. p. 65).

dies Verhalten durch die vorhergegangenen Lebensbedingungen ihm erblich induziert worden (vgl. Goebel 1908 a, p. 172).

Ebenso wie beim Hafer und anderen Getreidearten spielt die Höhe der Wurzelanlegung eine Rolle nicht für die Vermehrung dieser Pflanzen durch Stecklinge, sondern ist wichtig zur Beurteilung der Erfolge der „Ackerbeetkultur".

Ähnlich wie am Maisstengel sah ich auch an Halmen von Sorghum bis zu einer gewissen Höhe Wurzeln rings um die Stengel angelegt. Am dritten Knoten oberhalb des Bestockungsknotens, 35 cm über der Erdoberfläche, war noch ein Wurzelkranz 10 cm lang ausgetrieben. Die nächsten beiden Knoten wiesen noch äußerlich erkennbare Wurzelanlagen auf, so daß ich am Hirsestengel bis zum fünften oberirdischen Knoten in 75 cm Höhe noch deutlich rings um den Halm herum rudimentäre Wurzeln feststellen konnte. Der oberste Knoten wies keine Wurzeln mehr auf.

Ähnlich wie bei Zea Mais bergen auch die unteren Halmknoten von Coix lacryma, Andropogon ischaemon und A. gryllus rudimentäre Wurzeln. Stecklinge aus diesen unteren Stengelpartien konnten daher auch anwachsen (vgl. Kirchner und Volkhart. p. 183). Diese Andropogonarten sind trotz ihrer oberirdischen Knotenwurzeln wärmeliebende Steppenpflanzen bzw. ausgesprochene Xerophyten (ibid. p. 190).

In der Familie der Cyperaceen, z. B. an Carex-Arten, fand ich nirgends latente Wurzeln in oberirdischen Stengelknoten, soweit ich daraufhin die einheimischen Gattungen untersuchte. Auch konnte ich keine Stecklinge von diesen zur Bewurzelung bringen. An Mapania Bieberi, einer Cyperacee aus dem Kongogebiet, hatten die lang ausgewachsenen Seitensprosse, die in ca. 20 cm Höhe horizontal weiterwuchsen, auf ihrer ganzen Länge kräftige Wurzeln ausgetrieben. Ich konnte indes nicht erfahren, ob nicht die Pflanze unter natürlichen Bedingungen auf sumpfiger Erde entlang kriecht, sodaß dann diese Seitensprosse als oberirdische Wandersprosse anzusehen wären.

Ich untersuchte noch einige Vertreter der Scitamineen: Als Objekt aus der Familie der Zingiberaceen, wählte ich die Feuchtigkeit liebende Gattung Costus. Sie ist wohl die einzige ihrer Familie, deren oberirdische Stengel längere Internodien besitzen (Petersen in Engler-Prantl, II. 6. p. 12). Von dieser Gattung gibt van Tieghem (1888. p. 519) an, daß Wurzeln nur an den unteren Knoten des Stengels entständen. Ich untersuchte im Herbst 1909 von Costus (speciosus?) die Enden der Sproßachse aus einer Höhe von 1 m und fand hier im Pericykel des Stengels mehrere Wurzeln angelegt. Ich kann nicht sagen, ob sie stets gebildet werden oder ob sie nur entstanden waren, weil im vorliegenden Falle die Pflanze „einzog", so daß die Leitbahnen der unteren Stengelteile nicht mehr funktionierten, während die oberen Teile noch assimilierten und hier Baustoffe in Überzahl anhäuften. — Endtriebe von Costus Malortieanus Wendl., welche ich als Stecklinge in den Sand eines Schwitzkastens pflanzte, bewurzelten sich aber nicht durch Austreiben von stammbürtigen, latenten Wurzeln, sondern Wurzeln entstanden an den Basen der auswachsenden Seitenknospen (Näheres p. 76).

Von Marantaceen untersuchte ich Maranta arundinacea, M. setosa und Phrynium Lubersii. — Die oberirdische Sproß-

achse bildet zunächst ein langes Internodium, dem erst in ½ m Höhe der erste oberirdische Knoten folgt, oder vielmehr, es folgt gleich eine ganze Gruppe von 5—6 übereinandersitzenden Knoten, denen ebensoviel Blätter entspringen. Auf diese gestauchte Stengelzone folgt wieder ein 40 cm langes Internodium, das mit einer zweiten Knotengruppe abschließt. Derselbe Vorgang wiederholt sich oft noch ein drittes oder viertes Mal bis zur Blüte. Steckte ich nun solche Knotengruppen der einzelnen Etagen von Phrynium, so fand ich stets, daß sich die unterste (aus 50 cm Höhe) sofort reich bewurzelte, während die Stecklinge aus den oberen Knotengruppen lange Zeit am Leben blieben, ohne Wurzeln zu treiben, bis sie schließlich eingingen. Genau dasselbe zeigte sich bei Maranta setosa. — Um die anatomischen Verhältnisse der Wurzelanlegung in den Knoten von Phrynium zu studieren, machte ich Querschnitte durch die verschiedenen Partien. Am Internod ist die Rinde nur wenige Zellagen stark; eine Endodermis tritt nicht hervor. Im Grundgewebe des Zentralzylinders liegen die zueinander parallelen vertikalen Stammbündel, von denen die größten im Inneren verlaufen. — Im Knoten wird die Rinde sehr dick und weist zahlreiche Bündel auf, die außenseits starke Sklerenchymbeläge führen; eine Endodermis mit anscheinend kutinisierten Zellwänden hebt sich stark ab. Der Pericykel ist deutlich ausgebildet. Die Gefäßbündel des Zentralzylinders sind durch Vermittlungsstränge miteinander verbunden. Bald darüber treten die Blattspuren aus; dann ist die Endodermis verschwunden. An den nächst höheren Querschnitten haben die inneren Bündel aufgehört zu anastomosieren, nur mitten in der Rinde verläuft horizontal ein Bündelstrang zum Achselsproß, der an die meisten rindenläufigen Bündel anschließt und nur noch wenig Zuzug von den äußeren Leitbahnen des Zentralzylinders erhält. Diese Knotenpartie oberhalb der Blattinsertion weist aber nicht bloß die Achselknospen auf, sondern auch eine Anzahl latenter Wurzeln. Diese finden sich auf den Schnitten schon unterhalb der Seitenknospe. Sie entstehen tief unter der Rinde aus dem Pericykel, umgeben von der wieder schwach auftretenden Endodermis. Maranta und Phrynium bilden also die besten Beispiele dafür, daß die Anschlußbündel des Achselsprosses in keinerlei Zusammenhang mit der Anlage der Wurzeln entstehen, daß die Anwesenheit jener Anschlußbündel also keineswegs zum Entstehen der Wurzeln notwendig ist, was man nach den Schnitten durch die Knoten von Tradescantia fluminensis zuerst vielleicht annehmen könnte. Die so geschilderte anatomische Struktur mit den latenten Wurzelanlagen wiederholt sich nun innerhalb der ersten Knotengruppe so oft, als Knoten bzw. Blätter an dieser gestauchten Stengelzone vorhanden sind. Diese Knoten sitzen so eng aufeinander, daß man auf den Querschnitten nur an dem Auftreten der Achselknospe erkennt, daß bereits der Knoten getroffen ist. Die Schnitte durch die zweite Knotengruppe zeigen dieselbe Stengelstruktur, nur daß hier keine latenten Wurzeln angelegt sind. Und die gepflanzten Stecklinge hatten gezeigt, daß solche auch nicht mehr trotz der vorhandenen Pericykelzellen gebildet werden konnten. — Die Anatomie der Stengel von Maranta setosa ist die gleiche wie bei Phrynium. Auch dort gehen die Wurzeln aus dem Pericykel hervor; zuerst scheint sich eine Reihe benachbarter Pericykelzellen an die Entstehung der Wurzeln zu beteiligen; später aber geht sie offenbar von einer Initiale aus; nur die Wurzelhaube scheint, wie bei den meisten von mir untersuchten Monokotylen, eine eigene Zeugungsschicht zu besitzen.

Kapitel 10.

e) Wurzelbildung nur an Endtrieben der Sproßachse bzw. an Ausläufern.

Ananas sativus Lindl.: Der Blütenschaft der Ananaspflanze ist oberhalb des Fruchtstandes mit einem Laubschopf gekrönt. Aber sobald die Sammelfrucht sich entwickelt, stellt der Vegetationspunkt der durchgewachsenen Achse das Wachstum ein. Seine Internodien strecken sich nicht mehr, so daß die dicht übereinander sitzenden Blätter eine enge Blattrosette bilden. Die fleischige Frucht scheint nunmehr allein alle Nährstoffe an sich zu ziehen; offenbar tritt auch eine Stockung in den zum Blattschopf führenden Leitbahnen ein. Dieser seinerseits vermag infolge seiner großen grünen Blätter hinreichend Assimilate zu bilden; diese aber können nicht abgeleitet werden, während andererseits die zu seinem Weiterwachsen nötigen Baustoffe nicht mehr genügend zugeführt werden. Ein dicker Wachsüberzug schützt die Blätter vor Wasserverlust. Infolge des Überwiegens von organischem Baumaterial bildet sich nun in diesem Blattschopf, der gerade wie ein Steckling isoliert auf der Frucht sitzt, eine große Anzahl Wurzeln, die unter der dicken Rinde gut geborgen sind. Ich untersuchte Blattschöpfe von importierten Ananasfrüchten, wie ich sie in Südfruchthandlungen und Konditoreien bekam und konnte folgende anatomischen Beobachtungen machen:

Die Sproßachse des Laubschopfes oberhalb des Fruchtstandes ist knollenförmig angeschwollen; sie hat den doppelten bis dreifachen Durchmesser des darunterliegenden Fruchtstiels. Das beruht hauptsächlich auf der starken Vermehrung des Rindengewebes, welches als Reservestoffbehälter dient und mit Stärke vollgepfropft ist. Die Rinde ist vom Zentralzylinder durch einen deutlich erkennbaren Pericykel getrennt. In seinem Gewebe sieht man — an radialen Längsschnitten — allenthalben die Ansatzstellen älterer Wurzeln, welche an den unteren Partien des Blattschopfes bereits die Rinde nach unten schräg durchlaufen haben und dann nach dem Hinaustreten unter dem Schutze der Blattreste und einer starken eigenen Korkhülle auf der Frucht entlang gewachsen sind. Junge Wurzelanlagen findet man hier an älteren Stellen nicht mehr gebildet. Weiter nach dem Vegetationskegel zu werden die in der Rinde eingebetteten Wurzeln immer kürzer und in nächster Nähe des Vegetationspunktes trifft man auch die eben erst entstandenen Wurzelanlagen. Die Wurzeln sind also deutlich primären Ursprungs und gehen aus dem letzten Rest des Vegetationskegels hervor, der hier bei Ananas auf einer verhältnismäßig langen Strecke meristematisch bleibt. Dicht am Vegetationspunkte selbst ist keine Grenze zwischen Rinde und Zentralzylinder zu erkennen, da hier das meristematische Pericykelgewebe direkt in das Meristem des Vegetationspunkt-Komplexes übergeht. An der Stelle nun, wo das plasmareiche, durchsichtige Pericykelgewebe sich als Grenze zwischen Rinde und Zentralzylinder abzuheben beginnt, bilden sich die Wurzeln. Daß die Zellen des Pericykels nichts anderes sind als die letzten Reste des Vegetationskegelmantels, ist bereits auf p. 3 und p. 17 eingehend erörtert worden. Der Pericykel ist auch noch weit ab vom Vegetationspunkt durch seinen lichtbrechenden Inhalt deutlich erkennbar. Seine Zellen bleiben daher bei Ananas auch späterhin noch bildungsfähig, wenn ich auch nie beobachtet habe, daß sein Gewebe weiter ab vom Vegetationspunkt Wurzeln regeneriert hätte. Wohl aber kommt seinen Zellen die Auf-

gabe zu, an älteren Partien noch Ergänzungsbündel auszubilden, wie es ja auch Strasburger von den Palmen nachgewiesen hat (s. p. 17). Diese Ergänzungsbündel laufen im Ananasschopf zumeist horizontal rings um den Zentralzylinder herum und scheinen einerseits als Vermittlungsstränge zum Ausgleich der geleiteten Baustoffe, andererseits aber (und das vor allem) als Anschlußbahnen für Seitensprosse gebildet zu werden. Das tritt immer ein, wenn — wie häufig — der eigentliche Vegetationspunkt der Blattschopfachse auf dem Transport durch Fäulnis zerstört wurde, so daß dann eine Anzahl oberer Seitenknospen zum Austreiben gelangt. Zur Erzeugung von Ergänzungs- oder Anschlußbahnen geht das Pericykelgewebe lokal eine große Anzahl von Zellteilungen ein. Auf Querschnitten sieht man dann bisweilen ganze Lagen von radialen Zellreihen, wobei jede Reihe wohl aus 50—60 neugebildeten Zellen mit tangential gestellten Wänden besteht, so daß ich zunächst glaubte, ich hätte es mit einem echten Kambium zu tun. Doch wenn auch fast überall an den äußeren Partien des Zentralzylinders die radiale Anordnung der Zellen noch erkennbar war, so beruht dies auf die lange Tätigkeit des Vegetationskegels. Lebhafte Zellteilungskomplexe dagegen waren nur lokaler Natur. In diesen radialen Zellreihen am sekundären Zuwachs bildeten sich bisweilen aneinanderstoßende Zellen der einzelnen Reihen zu Tracheiden mit netzförmig verdickten Zellwänden um, sodaß in perikliner Richtung, parallel zur Außenfläche, in der Querschnittsebene die Bahnen der Anschlußtracheiden um den Zentralzylinder herum verliefen, die bisweilen auch wohl an die vertikalen, quer getroffenen Bündel anschlossen. Das zwischen den einzelnen Anschlußbündeln gebildete Gewebe wurde zu Grundparenchym. Die durch den Zuwachs entstandenen Zellreihen waren radial etwas seitlich abgelenkt, und dieser krummlinige Verlauf machte sich auch an den rindenläufigen Wurzeln bemerkbar, die in ihrem Wachstum schräg nach unten stets seitwärts nach rechts oder links abgelenkt waren.

An radialen Längsschnitten waren die neugebildeten peripherischen Anschlußbahnen naturgemäß quer getroffen: sie lagen eins über dem anderen geschichtet und bildeten so eine nach oben fortlaufende Zone, die nur von den austretenden Blattspurbündeln unterbrochen wurden. Außen vor den sekundär entstandenen Tracheïden zeigte sich bisweilen noch in Reihen geordnetes kambiales Gewebe, in dem neue Anschlußbahnen eben erst in Bildung begriffen waren. Es scheint sich hierbei um ein monopleurisches Etagenkambium (im Sinne Schoutes) zu handeln.

Die Wurzeln des Blattschopfes von Ananas sind, wie erwähnt, nicht nur durch die dicke Rinde, sondern auch noch durch eine eigene Korkhülle gegen Transpiration geschützt. Diese Schicht, die schon an ganz jungen Wurzelanlagen entsteht, die noch tief unter der Stengelrinde ruhen, bildet sich einige Lagen unter der Wurzelepidermis aus einem Gewebe ähnlich einem Korkkambium: sie kann also als Periderm bezeichnet werden. Lindinger (1906. p. 354) hebt hervor, daß diese Schicht bei den Bromeliaceen keine „Außenscheide" ist, da sie nicht aus verdickten Zellen der Innenrinde entsteht, sondern daß sie eine für sich in der Außenrinde entstehende sklerenchymatische Zone mit häufig verkorktem Mantel von Sklerenchymfasern darstellt, welche den Wurzeln große Biegungsfestigkeit verleiht. Den Markzylinder dieser Wurzeln fand ich verholzt; die Endodermis weist stark verdickte Wände auf. Bei Erdwurzeln der älteren Pflanze tritt die Korkbildung stark zurück. Man kann deshalb wohl die Metakutisierung des Wurzelperiderms im ober-

irdischen Blattschopf ansehen als eine Schutzanpassung an eine durch die Trockenheit der Luft hervorgerufene Lebensweise. Nach H. Müller (1906. p. 79) findet sich stärkste Ausbildung verkorkter Gewebe auch bei solchen Monokotylen, die sehr großen Feuchtigkeitsschwankungen ausgesetzt sind.

Auch unterhalb des Fruchtstandes sitzen, wie ich an hier kultivierten Ananaspflanzen beobachten konnte, am Fruchtstiel kleine Laubschöpfe, welche aus Seitenknospen hervorgegangen sind. Diese sind ganz ähnlich gebaut, nur viel kleiner als der Blattschopf oberhalb der Frucht. Auch sie weisen unter ihrer dicken Rinde latente Wurzelanlagen auf, während ich die Knoten am Fruchtschaft selbst frei von latenten Wurzeln fand.

Die Anlegung der Wurzeln in dem Blattschopf erfolgt nun, wie erwähnt, wie in einem Steckling, weil infolge der Unterbrechung der Leitungsbahnen die wurzelbildenden Baustoffe nicht abgeleitet werden konnten, sondern oben im Blattschopf angehäuft waren. Diese Einrichtung kann dann sekundär der Art zum Vorteil gereichen. Indem Vögel, Affen und andere Tiere die Frucht zum Verzehren verschleppen, kann der zurückgelassene Blattschopf dank seiner schon vorhandenen Wurzelanlagen unter günstigen Bedingungen jederzeit anwachsen und zur vegetativen Vermehrung und Verbreitung der Art beitragen. Unter ungünstigen Bedingungen dagegen, besonders bei Trockenheit, ist der Blattschopf gegen Transpiration geschützt durch den Schuppenbelag der Blätter und den Korkschutz der Wurzeln und vermag infolge der reichen Reservestoffablagerung jene gut zu überstehen. Tatsächlich ist die Ananas als uralte Kulturpflanze stets vegetativ fortgepflanzt worden und hat entweder direkt dadurch, oder vielleicht durch die Auslese der besseren, samenlosen Pflanzen, oder korrelativ durch die gesteigerte Entwicklung des Fruchtfleisches (so Goebel. 1898. p. 182) die Fähigkeit Samen zu bilden ganz verloren. Deshalb kann auch ihre Vermehrung als Kulturpflanze nur noch auf vegetativem Wege[1]) erfolgen. Reinhardt (1911. p. 209) hebt hervor, daß gerade die aus der fleischigen Fruchtachse vorsichtig herausgedrehten Blattschöpfe besser sind als die Schößlinge des Wurzelstockes, weil sie wertvollere Früchte liefern. Die Blattschöpfe von importierten Ananasfrüchten, die ich als Stecklinge kultivierte, trieben sofort ihre latenten Wurzeln aus und wuchsen gut an.

Versuche, von anderen Pflanzen ähnliche Blattschöpfe oberhalb des Blütenstandes als Stecklinge zu kultivieren, scheiterten an dem Fehlen latenter Wurzelanlagen; so faulten meine entsprechenden Schopfstecklinge von Fritillaria imperialis, Veltheimia und Eucomis.

Auch die Endtriebe von Ausläufern können mit Wurzelanlagen versehen sein, ähnlich wie es z. B. bei der Erdbeere der Fall ist. Die Liliacee Ophiopogon japonicus treibt horizontale Ausläufer, die mit einer größeren Anzahl Knoten versehen sind. Wurzelanlagen sind hier weder makroskopisch noch mikroskopisch erkennbar. Erst am Ende des Ausläufers unterbleibt die Ausbildung der Internodien und nun entsteht hier an den gestauchten Knoten eine große Anzahl Wurzeln, welche in ca. 10 cm Entfernung von der Mutterpflanze die neue Pflanze im Boden verankern. Ich pflanzte noch Stecklinge, die nur mit dem gestreckten, wurzellosen Stengel-

[1]) Die Ableger von den verschiedenen Teilen der Pflanze verhalten sich dabei ganz verschieden. Man unterscheidet danach im Handel vier Hauptformen (Näheres vergl. Gartenflora 1900. p. 580).

stück in Sand eingepflanzt wurden; aber trotz der Luftfeuchtigkeit und Wärme konnten an deren Knoten keine Wurzeln regeneriert werden.

II. Punkt.

Kapitel 11.

An Stecklingen bewurzelt sich nur die Basis der austreibenden Seitenknospen.

In all den bisher untersuchten Fällen wuchsen die Stecklinge direkt an, indem aus ihrer Sproßachse Adventivwurzeln regeneriert wurden oder latente Wurzeln zum Austreiben gelangten. Nun läßt sich noch eine Anzahl Pflanzen durch Stecklinge aus oberirdischen Sprossen vermehren, bei denen zwar die Sproßachse selbst nicht zur Wurzelbildung fähig ist, deren austreibende Seitenknospen aber an der Basis aus noch meristematischen Zellen Wurzeln bilden und so dem Steckling zum Weiterwachsen verhelfen. Auch diese Wurzeln sind demnach normale Beiwurzeln primärer Entstehung. Lindinger (1908. p. 372 u. 378) erwähnt bereits Fälle mit derartiger Wurzelbildung, die angeblich fast bei allen Formen mit oberirdischen, ausdauernden, verzweigten Sprossen möglich ist.

Ich beginne mit der Beschreibung eines Falles, wo ich Bewurzelung der Seitentriebe an höchsten Sproßteilen beobachtete. Von Bambusa verticillata hatte ich Seitensprosse n-ter Ordnung, die ich aus der Laubkrone etwa 8 m über dem Boden entnommen hatte, in den Sand eines Schwitzkastens gepflanzt. Ich verwandte hierzu kräftige und schwache Sprosse; entblätterte sie oder beließ ihnen teilweise oder ganz das Blattwerk. Außerdem machte ich solche Stecklinge zu allen möglichen Jahreszeiten, da ja die Pflanzenorgane nicht zu allen Zeiten zur Regeneration gleich gut disponiert sind. Denn die Beschaffenheit des Regenerats hängt (nach Goebel. 1908 a, p. 187) auch ab vom Zustand, in welchem sich die Pflanze zur Zeit der Regeneration befindet. Doch stets wurden die Blätter vom Bambusa-Sproß abgestoßen und schließlich starb auch dieser, ohne selbst Wurzeln zu treiben oder solche an einer hervorsprossenden Seitenknospe erzeugt zu haben.

Ebensowenig erhielt ich Wurzeln an Sprossen der Laubkrone, als ich etwa meterlange Halme von Arundinaria (Phyllostachys) Simonii — mochten sie jung oder alt, künstlich durch Ankerben oder Drehen verletzt oder intakt sein — in Erde oder Kohlengruß horizontal flach vergrub, sodaß die Blätter sich noch oberhalb der Erde befanden. — Aber was mir trotz Beeinflussung nicht gelingen wollte, hatte die Natur selbst fertig gebracht. Ein älterer kräftiger Halm der vorhin erwähnten Bambusa pflanze war in etwa 6 m Höhe durch Torsion längs gespalten: einige Partien waren dadurch zersplittert und abgestorben. Hierdurch mag wohl eine Hemmung der Stoffleitung und eine Verstopfung in den Leitungsbahnen eingetreten sein, sodaß die assimilierenden Partien ihre wurzelbildenden Baustoffe nicht genügend ableiten konnten; denn in 6,5 m Höhe wiesen die jüngeren austreibenden Seitensprosse an ihrer Basis zahlreiche etwa 2 cm lange Wurzelstummel auf, die von einem Haarfilz dicht bedeckt waren (vgl. Abb. 8). Infolge des dichten Laubdaches war einerseits hier oben der Wassergehalt der Luft relativ hoch, anderseits herrschte nur ein sehr gedämpftes Licht, so daß nächst der Anreicherung mit Baustoffen diese Bedingungen der Wurzelbildung hier oben sehr zu statten kamen.

Gleichwohl muß auch Stecklingsbildung von Bambusahalmen unter günstigen Bedingungen möglich sein. In der „Revue Horticole“ 1909. p. 344 findet sich eine Notiz, daß man Bambusa und Arundo Donax durch Stengelstücke vermehren könne, die man schräg in den Sand eines Warmbeetes steckt, so, daß ein Knoten nur noch flach mit Sand bedeckt ist. Aus diesem sollen dann bald Achselknospen zu Sprossen austreiben, worauf diese an ihrer Basis Wurzeln hervorbringen.

An einem im Münchner Herbar für Demonstrationszwecke aufbewahrten Halme von Schizostachyum sah ich noch in Meterhöhe Seitenknospen ausgetrieben, die aber rhizomartige Sprosse zur Erde hinabsandten, welche sich wiederum in der Luft reich verzweigten und rings mit Wurzeln bedeckt waren. Einige Knospen dieser oberirdischen Rhizome wuchsen wieder als negativ geotropische Sprosse empor. Zweifellos lassen sich derartige Bambusen leicht durch diese oberirdischen Luftrhizome vermehren. In der Literatur konnte ich auch eine diesbezügliche Angabe vorfinden in einer Abhandlung „der Bambus“ von C. Schröder (1885). Der Verf. erwähnt, daß bei einigen Arten eigentümliche „absteigende Zweige“ an den unteren Halmknoten alter Stämme auftreten. Es sind dies abwärts gerichtete, knotig gegliederte, beinahe solide Seitentriebe, an allen Knoten mit zahlreichen Nebenwurzeln versehen, die teils in die Erde dringen, teils zu Dornen umgebildet werden (l. c., p. 11).

Fig. 8. Bambusa verticillata. Infolge Verletzung des Haupthalmes haben die Seitentriebe in 6,5 m Höhe an ihrer Basis Wurzeln gebildet. ¼ nat. Gr.

In gleicher Weise wie bei Bambusa sind auch bei Phalaris arundinacea die untersten Halmknoten mit Wurzeln ausgerüstet. Oberhalb einer gewissen Grenze treten sie nicht mehr rund. um den Knoten auf (vgl. p. 62), sondern die Wurzeln sitzen zwar noch am Halm selbst, aber — gewöhnlich in Zweizahl — unmittelbar neben der Seitenknospe, die eine Wurzel rechts, die andere links von ihr, wie es auch am Queckenrhizom (p. 53) beschrieben wurde. Außerdem entsteht noch am Seitentrieb selbst, an seiner Basis, eine Anzahl Beiwurzeln. Es zeigt sich hier dieselbe Erscheinung, wie ich sie von Geitonoplesium cymosum erwähnt habe (p. 61). Nach Beijerinck ist es ja die Seitenknospe, die das Knotenmeristem zur Wurzelbildung anregt. Daher kann man nach Beijerinck (1887. p. 30) „von den Nebenwurzeln von Helodea, Zannichellia

und Halophila eher behaupten, daß sie aus der Basis der Seitenknospe entstehen, wie aus dem Gewebe des Mutterstengels". In der Tat konnte ich bei Phalaris arundinacea oft nicht entscheiden, ob ich die Wurzelrudimente an höheren Knoten schon der Seitenknospe oder noch dem Achselsproß angehörig zuzählen sollte. Es gelang mir, diese latenten Wurzeln an Stecklingen aus 70 cm Höhe noch zum Austreiben zu bringen. Falls dem Seitensproß die Wurzelanlagen fehlen, bewurzeln sich die noch knospenförmigen Seitentriebe II. Ordnung.

Mehrere über 50 cm lange Halme von Phalaris arundinacea bedeckte ich flach mit Erde. Nach einigen Wochen waren die 40 und 50 cm von der Stengelbasis entfernten Seitenknospen ausgetrieben und hatten an ihrer Basis und auch aus den nächsten Knoten Wurzeln hervorgebracht. Zugleich hatte der Seitensproß seinerseits Achselknospen ausgetrieben, welche nun als Rhizome ausgebildet waren. Die Seitenknospe erster Ordnung war bereits als Luftsproß bestimmt und vorgebildet worden und hatte sich in diesem vorgerückten Stadium nicht mehr zum Rhizom umbilden können. Indes ist die Umwandlung ehemals oberirdischer Knospen zu Rhizomen nichts Unbekanntes. Abgeschnittene und in Wasser schwimmende Stengelstücke von Phalaris arundinacea bilden nach Sernander selbst an den oberen Halmknoten die Knospen zu kurzen, rhizomartigen, reichbewurzelten Sprossen um, die nur Niederblätter tragen (zitiert nach Kirchner. p. 134). Es besteht überhaupt keine scharfe Grenze zwischen Rhizom- und oberirdischem Stengelbau, namentlich dann nicht, wenn der Halm mit seiner unteren Partie niederliegt und an dem Knoten Wurzeln bildet (Kirchner. p. 79). — Auch Klebs (1903. p. 88) betont: „Jede Seitenknospe, gleich an welchem Orte sie entsteht, kann zu einem Laubtrieb oder zu einem Rhizom werden; selbst wenn diese in einer bestimmten Richtung bereits entwickelt ist, kann diese Entwicklung noch zu einer anderen umgeändert werden". Ähnliche Metamorphosen, die er durch Änderung der äußeren Bedingungen (z. B. durch Kultur im Wasser) hervorrief, sind von Klebs später noch mehr beschrieben worden (1904. p. 602).

Wurzelbildung tritt auch an sämtlichen Knoten der ober- und unterirdischen Wandersprosse auf. Erstere sind anfangs schief aufgerichtet und legen sich erst später nieder — z. B. bei Agrostis alba — überhaupt bei Gräsern, die in der Lage sind, große Flächen nackten Bodens zu besiedeln (Kirchner. p. 34 u. Fig. 9 u. 11). Erwähnt seien hier auch die „Legehalme" vom Schilfrohr, Phragmites communis, die beträchtliche Länge erreichen können und aus deren sämtlichen Knoten Wurzeln und aufrecht wachsende Halme entspringen[1]). Keine Bewurzelung dagegen zeigen die thermotropen Halme, die sich erst nachträglich niederlegen, wie z. B. die von Agropyrum repens oder von Bromus inermis. Oberirdische Ausläufer, deren Knoten Seitentriebe entspringen, die sich an ihrer Basis bewurzeln, finden sich zahlreich bei den Gräsern (z. B. bei Melica nutans), doch würde ihre Beschreibung über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehen. (Näheres hierüber s. auch Joh. Christ. Dan. Schreber. 1810.)

Latente Wurzelanlagen an der Basis der kräftig wachsenden Seitentriebe, während der Haupthalm ohne solche ist, fand ich bei Oryzopsis paradoxa. Aber die Wurzeln durchbrechen nicht, wie an den extravagi-

[1]) Vgl. Abb. hierzu in Brutschy, 1912, p. 68, Fig. 9; auch Hegi, Flora von Mitteleuropa, p. LXXXIII.

nalen Seitensprossen von Phalaris, die Blattscheide, sondern sie sind am Oryzopsis halm in die eng anliegende Blattscheide fest eingeschlossen. Ihre Anordnung an der Basis des Seitensprosses ist nur insofern abweichend, als die Wurzeln nicht in einer Ebene neben einander stehen, sondern gleich in mehreren Zeilen übereinander. Derartige Wurzelanlagen an der Seitentriebbasis traf ich bis zum höchsten (5.) oberirdischen Knoten, 35 cm über der Erde.

Ebensowenig kann sich der Haupthalm von Uniola latifolia selbst bewurzeln; er war hierzu auch nicht fähig, als ich junge Sprosse durch Zylinder wachsen ließ und sie mit Sägemehl oder Erde stets bis zum Vegetationspunkt einhüllte. Stecklinge jedoch wuchsen, indem sich die austreibenden Seitenknospen stets an ihrer Basis bewurzelten. Ebenso wuchsen Halmstecklinge von Alopecurus pratensis infolge Wurzelbildung an der Basis der austreibenden Achselknospen.

Außer den hier angeführten könnten auch noch alle die Gräser erwähnt werden, deren Hauptachse sich schon bewurzelt. Die an der Basis der austreibenden Seitenknospen hervorbrechenden Wurzeln machen dann bald die junge Pflanze von den Wurzeln des Haupthalmes unabhängig, bis dieser schließlich abgestoßen wird.

Bei einer sehr großen Anzahl Gräser ist es mir aber nicht gelungen, Wurzeln auch nur an der Basis der Seitenknospen hervorzurufen. Zwar trieben unter günstigen Bedingungen die Achselknospen an den Stecklingen aus, gingen jedoch schließlich ein, ohne daß es ihnen gelungen wäre, Wurzeln zu produzieren. Dies beobachtete ich an sämtlichen Stecklingen von Arundo Donax, an oberen Sprossen von Phragmites, Bambusa, Festuca arundinacea, Pennisetum orientale und an noch vielen anderen Gräsern und Caricaceen, die nicht latente Wurzelanlagen aufwiesen oder die oben unter denen mit Bewurzelung der Seitenknospenbasis angeführt wurden. — Indes soll damit noch nicht behauptet werden, daß an den Stecklingen dieser Pflanzen Wurzelbildung an der Basis der austreibenden Seitenknospen unmöglich wäre. Denn vielleicht befanden sich meine Pflanzen nicht in einem Zustande oder unter äußeren Bedingungen, welche die Regeneration zuließen. Tatsächlich wird ja auch in der schon erwähnten Notiz aus der „Revue Horticole“ (s. p. 72) behauptet, daß sich Arundo Donax durch Halmstücke vermehren lasse. Auch in Wittmacks „Gartenbaulexikon“ (1902. p. 869) wird dies für Arundo, Andropogon und Oplismenus angegeben.

Auch bei gewissen Liliaceen, die in den oberirdischen Stengelknoten keine latenten Wurzeln angelegt haben, sah ich Stecklinge sich bewurzeln, indem die Seitenknospen an ihrer Basis eine oder zwei Wurzeln erzeugten. Dies beobachtete ich bei Smilax sarsaparilla (S. officinalis?) und Bomarea acutifolia. Dagegen gingen mir andere Liliaceenstecklinge stets zugrunde, ohne Wurzeln gebildet zu haben, z. B. Uvularia grandiflora, Polygonatum verticillatum, Ruscus aculeatus. Nahm ich ganz junge, eben erst aus der Erde hervortreibende Sprosse, die ich oberhalb des Rhizoms abtrennte, und deren Zellen vermutlich noch bildungsfähig waren, so gingen mir diese weichen Stecklinge trotz vorsichtiger Kultur in mäßig feuchtem groben Sand durch Fäulnis zugrunde. Auch von Ruscus aculeatus ist der oberirdische Sproß nicht zur Bewurzelung zu bringen, da ihm latente Wurzelanlagen fehlen; bereits Mangin weist darauf hin (1882. p. 270 u. p. 289). Ebensowenig

konnte ich die zwischen den blattartigen Phyllokladien liegenden Knospen von Ruscus hypoglossum zum Austreiben und zur Bewurzlung bringen, wenn ich sie wie Blattstecklinge behandelte. Auch die Warmbadmethode versagte hier. Das Gleiche trat ein bei ebensolchen Stecklingen von Danaë racemosa und Semele androgyna Kund.

Auch an Stecklingen verschiedener Spargelarten versuchte ich lange Zeit vergeblich Bewurzelung hervorzurufen. Ich benutzte hierzu oberirdische Sprosse von verschiedenstem Alter, sowohl ganz junge, fleischige, die eben erst aus dem Rhizom hervorsprossen, als auch alte, dunkelgrüne, die reichlich Assimilate bilden konnten. Doch diese Spargelsprosse sind arm an Reservestoffen, da diese alle in den fleischigen Wurzeln abgelagert werden. Auch durch Ankerben der Sproßachse konnte ich anscheinend keine lokale Anhäufung der Baustoffe hervorrufen. Alle Stecklinge starben, ohne Wurzeln zu regenerieren, ganz gleich, zu welcher Jahreszeit sie gemacht waren. Bisweilen trieben noch Seitensprosse hervor, dennoch trat keine Bewurzelung ein (z. B. bei Asparagus Sprengeri); allmählich fielen die Blätter ab und der Sproß ging ein. Wurzeln waren auch nicht latent in der oberirdischen Sproßachse angelegt, da ja der Spargel eine Pflanze der regenarmen Gebiete ist. Vollständige Mißerfolge hierin zeitigten folgende Arten: Asparagus officinalis, A. tenuifolius, A. Sprengeri, A. medeoloides, A. plumosus. Nur die Stecklinge von Asparagus tenuissimus brachte ich zur Bewurzelung. Ich hatte etwa fingerlange Seitenzweige von einem gut ausgewachsenen Trieb anfangs Februar abgerissen[1]) und in Sand oder Moos gepflanzt. Die Stecklinge wurden dann in feuchtwarmer Luft kultiviert. Nach Verlauf eines Monats entstand an der Abrißstelle aus einer Nebenknospe ein kleiner Callus, an dem noch mehrere kleine Knospen saßen. Eine dieser Knospen bildete aus ihrem embryonalen Gewebe eine lange Wurzel, die nach weiteren zwei Monaten an ihrer Basis auf einer Länge von 1 cm rübenartig angeschwollen war und als Reservespeicher fungierte. Die Knospen an der Sproßbasis wuchsen dann zum Rhizom heran, das nun seinerseits Wurzeln und oberirdische Sprosse bildete.

Tricyrtis hirta: Die Stengelknoten an der Basis der oberirdischen Sproßachse sind mit Wurzelkränzen versehen. An höheren Stengelpartien fehlen latente Wurzelanlagen. Die Wurzeln an der Stengelbasis entstehen in der Knotenpartie, etwas unterhalb des Blattansatzes. Der Stengel ist hohl; ein Diaphragma fehlt den oberirdischen Stengelknoten. In der Peripherie des Zentralzylinders haben sich die Gefäßbündel eng aneinander gelagert, so daß sie mit ihren starken Sklerenchymscheiden vielfach sich berühren. Außenseits vor einem, oder zwischen zweien dieser vertikalen Bündel entstehen an der Stengelbasis aus Pericykelzellen die Wurzeln. Horizontal verlaufende Anschlußbahnen zu den anderen Stammbündeln fehlen. Außerhalb des Zentralzylinders verläuft horizontal in der Rinde ein Bündelkanal, welcher die Leitbahnen des Achselsprosses an die Stammbündel anschließt. Doch vor diesen rindenläufigen Achselsproßbündeln entstehen niemals Wurzeln. In den oberen Stengelpartien ist der Pericykel am Internodium als starker Sklerenchymmantel differenziert. Im Knoten fehlt dieser; er wird durch die sklerenchymatischen Bündelbeläge ersetzt. Nur schmale Markstrahlen trennen die Gefäßbündel. Doch entstanden hier keine Wurzeln, auch nicht, wenn ich Stecklinge in Sand unter feuchtwarmer Luft kulti-

[1]) Auch Seitentriebe, an deren Basis noch ein ca. 1 cm langes Stück vom Hauptsproß belassen war, wuchsen ebenso gut.

vierte. Trotzdem bewurzelten sich alle meine im Oktober eingesetzten Stecklinge, sogar die aus der blütentragenden Region, aus etwa 50 cm Höhe. Die Seitenknospen, häufiger noch eine Anzahl Nebenknospen von dieser, welche kaum erkennbar sind[1]), bilden an ihrer Basis eine Anzahl fleischiger Wurzeln, die sehr schnell wachsen und den ganzen Steckling erhalten, sodaß auch die wurzellose Seitenknospe austreibt. Das Verhalten ähnelt also dem von Asparagus tenuissimus beschriebenen. — Aus den Achselknospen der Stengelbasis von Tricyrtis gehen Ausläufer hervor, welche Queva (1907. p. 30) näher beschrieben hat.

Wenn unsere einheimischen Pflanzen im normalen Verlauf ihrer Entwicklung niemals längere Wurzeln an der Basis der Seitentriebe bilden, so liegt das an den hierfür ungünstigen äußeren Bedingungen. Tropische Gewächse, die in ihrer Heimat eine ganz andere Luftfeuchtigkeit vorfinden, erzeugen unter diesen günstigen Bedingungen viel häufiger im normalen Verlauf ihrer Entwicklung Luftwurzeln. Stammbürtige Wurzeln sind bereits gelegentlich der Beschreibung von Philodendron, von Vanilla und anderen erwähnt worden. Andere Orchideen treiben nicht aus dem Hauptsproß selbst, sondern an der Basis der auswachsenden Seitenknospen eine Anzahl Beiwurzeln. Ein deutliches Beispiel hierfür gibt Dendrobium Dalhoursianum ab; vgl. hierzu die Abbildung Fig. 85 p. 177 in Goebels „Experimentellen Morphologie". Daselbst findet sich auch eine Erklärung dieses Vorganges: „Der Hauptsproß . . . . ist im Absterben begriffen. Das wirkt ebenso, als ob der Seitensproß künstlich abgetrennt worden wäre, und deshalb macht sich der Seitensproß selbständig, indem er seine Wurzeln entwickelt". Ähnliches fand ich bei anderen Dendrobium-[2]) und Epidendrum-Arten. Doch auch ohne daß der Hauptsproß abstirbt oder nicht mehr normal funktioniert, konnte ich Fälle beobachten, in denen am frisch weiterwachsenden Hauptsproß eine Seitenknospe austrieb, die an ihrer Basis ein ganzes Wurzelbüschel erzeugte. Neben diesem Seitensproß wuchsen noch mehrere Nebenknospen aus. Am Hauptsproß selbst, neben dem Seitensproß, war keine Wurzel gebildet, auch nicht latent vorhanden, wovon ich mich nach Abreißen des Seitensprosses leicht überzeugen konnte. Solche bewurzelten Seitentriebe an herabhängenden Hauptsprossen fand ich an Orchideen, die mit Angrecum distichum und Apogonum micranthum bezeichnet waren.

Endtriebe von Costus (speciosus?), bei denen ich latente Wurzelanlagen antraf, hatte ich in einen Schwitzkasten gesteckt (vgl. p. 66). Doch waren die Spitzen abgestorben, so daß die latenten Wurzelanlagen nicht zur Entwicklung gelangen konnten. Dafür trieben aber Seitenknospen aus, welche an ihrer Basis zahlreiche Wurzeln hervorbrachten. Zugleich entwickelten sich auch einige Nebenknospen zu Rhizomen. Es trat also auch hier ohne Schwierigkeit die Umbildung eines als oberirdische Knospe angelegten Organs zu einem unterirdischen Organ ein, was ich auch bereits von Phalaris p. 73 angeben konnte. — Ein im Nepenthes-Haus kultivierter Costus Malortieanus Wendl. zog während des Winters nicht ein, sondern seine Terminalknospe setzte im Frühling das Wachstum des Sprosses fort. Zugleich trieben die ihr benachbarten Achselknospen als wagerechte, mit Schuppenblättern versehene Rhizome aus, welche Wurzeln produzierten. Ebenso traten auch an der Basis des neuen

[1]) Deshalb konnte ich nicht feststellen, ob die Wurzeln endogen oder exogen sind.
[2]) Z. B. bei Dendrobium nobile.

Sprosses, der das Wachstum des vorjährigen Triebes fortsetzte, zahlreiche kräftige Wurzeln hervor. Diese wuchsen über die Blattspreite in der Rinne über dem Mittelnerv — wo sie sich auch verzweigten — bis zur Blattspitze; dann wandten sie sich zur Erde. Infolge der feuchtwarmen Luft und des gedämpften Lichtes war diese Bildung von Luftrhizomen und Luftwurzeln ermöglicht worden. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß solche Sprosse in der Heimat am Anfang der neuen Vegetationsperiode gleichfalls an ihrer Spitze Rhizome und Wurzeln bilden, und daß dann die Sproßachsen nach Art der Legehalme infolge der Schwere niedersinken und neben der alten Pflanze Tochterpflanzen bilden. (Über ähnliche Umwandlung oberirdischer Seitenknospen zu Ausläufern berichtet Goebel. 1908 a, p. 103.)

Cyperus-Arten lassen sich leicht vermehren, wenn man den Blattschopf oberhalb des langen Internods abschneidet und ihn in Schlamm steckt oder auf Wasser wirft. Er bewurzelt sich bei der nötigen Wärme und Feuchtigkeit schnell, während gleichzeitig eine Anzahl Achselknospen zu neuen Halmen auswachsen. — Ich untersuchte u. a. Cyperus alternifolius, C. gracilis, C. australis, C. Montii. Im Knoten des gestauchten Endtriebes finden sich keine latenten Wurzeln vor, sondern solche werden erst am Steckling gebildet. Sie entstehen unmittelbar unter einer austreibenden Knospe, aus dem hier noch meristematischen Pericykelgewebe der gestauchten Knoten. Zweifellos regen die austreibenden Seitenknospen die Wurzelregeneration an. Denn die Wurzeln können sich nur unmittelbar unter einer austreibenden Seitenknospe, also an deren Basis bilden; sie schließen sich hierauf an benachbarte periphere Bündel an. In der Querschnittsebene mit den Wurzelanlagen findet auch Vereinigung der Stammbündel, sowie der Gefäßbündelanschluß der Seitenknospen statt.

Chlorophytum comosum Bak. (= Ch. Sternbergianum Steud. = Cordyline vivipara hort.) bildet (sterile und fertile) Blütenschäfte, an denen in verschiedener Höhe junge Pflanzen sitzen, die an ihrer Basis starke Wurzelbildung erkennen lassen. Chlorophytum ist durch diese „Brutpflänzchen“ leicht zu vermehren.

Ähnlich wie diese Liliaceen bringen von den Iridaceen die Marica-Arten (M. Northiana u. a.) am Ende ihres Blütenschaftes Sprosse hervor, die an ihrer Basis Wurzeln anlegen und daher als selbständige Pflanzen leicht weiterkultiviert werden können.

Kapitel 12.

Eine besondere Modifikation junger Sprosse bilden die **Brutknospen.** Sie sind meist knollenartig angeschwollen, dadurch, daß gewöhnlich ihre kurzen Blattanlagen reich mit Reservestoffen gefüllt sind. Sie können sich leicht vom Sproß ablösen und gelangen unter günstigen Bedingungen wie ein Same zum Weiterwachsen.

Wenn unter ungünstigen Verhältnissen gewissen Pflanzen die umständliche geschlechtliche Fortpflanzung nicht möglich ist, können sie zur ungeschlechtlichen, vegetativen Vermehrung schreiten, indem sie in kurzer Zeit unverbrauchte, „embryonale“ Zellkomplexe mit Reservestoffen verproviantieren. Auf diese Weise sichern sie die Erhaltung der Art. Schwache Pflanzen — z. B. von Lilium tigrinum oder L. bulbiferum, — deren Reservevorräte nicht zu der mit großem Aufwand verknüpften Blütenbildung ausreichen, oder Frühlings- oder hochalpine Pflanzen, die unter rauhen Witterungsverhältnissen blühen, oder absterbende oder iso-

lierte Pflanzenorgane können unter diesen Umständen Brutknospen hervorbringen — falls sie überhaupt dazu fähig sind. Solche Brutknospen können nicht nur an den Sproßachsen, sondern auch an Blättern und sogar an Wurzeln erscheinen. Entweder werden sie im normalen Verlauf der Entwicklung gebildet, zumeist aus Achselknospen, oder aber sie entstehen erst nach einem künstlichen Eingriff; solche Adventivbulbillen können in diesem Falle aus einem Dauergewebe erst nachträglich regeneriert werden. Auch können die Brutknospen in beliebiger Höhe an den verschiedenen Organen auftreten. Zu ihrer Bildung konzentrieren sich die Reservestoffe um die embryonalen Gewebekomplexe, d. h. die Vegetationspunkte wirken als Anziehungszentren für Baumaterial, das in ihrer Nähe abgelagert wird, ohne daß die Knospen weiterwachsen. Ob nun diese Hemmung des Wachstums trotz der reichlich vorhandenen Baustoffe auf die Gegenwart eines Enzyms zurückzuführen ist, oder ob man den Wassermangel oder das Überwiegen der organischen über gewisse anorganische Baustoffe dafür verantwortlich machen muß, mag dahingestellt bleiben. Jedenfalls tritt häufig die Bildung von Brutknospen auf, wenn infolge einer Stauung von Baumaterial in den Leitbahnen eine lokale Anhäufung von Reservestoffen stattgefunden hat. Brutknöllchen entstehen auch, wenn das Wachstum erlischt[1]), bzw. wenn der Muttersproß im Absterben begriffen ist, und es scheint dann äußerlich so, als ob die Pflanze unter dem Einflusse der „nahenden Todesgefahr" noch schnell mit ihren Vorräten junge, unverbrauchte Organe versieht, um wenigstens die Erhaltung der Art zu sichern. — Ganz in derselben Weise, wie unter günstigen Verhältnissen der absterbende Stengel von Dendrobium nobile seine austreibenden Seitensprosse bewurzelt, bereitet unter anderen Verhältnissen der dem Tode verfallene Organismus seine Seitenknospen zum Überdauern vor, die in diesem Falle auch den ungünstigeren äußeren Bedingungen durchaus angepaßt sind.

Überreich ist die Literatur an Berichten über derartige Fälle von Brutzwiebelbildung; ich muß mich deshalb auf die Erwähnung nur weniger beschränken:

Dioscoreaceen: An den windenden Stengeln mancher Dioscorea-Arten, z. B. D. bulbifera, D. japonica, bilden sich in den Blattachseln erbsengroße Brutknollen, die leicht abfallen, so daß sich in unseren Gärten die Pflanzen nur auf diesem vegetativen Wege vermehren. Wurzeln sind bereits am Knöllchen angelegt (nach Velenovsky. II. p. 667). Nach Goebel (1905 b, p. 171) sind diese Luftknöllchen Hemmungsbildungen, hervorgerufen durch mangelhafte Wasserzufuhr. Aber während sie an unverletzten Sprossen erst gegen Ende der Vegetationsperiode auftreten, können sie durch Abschneiden der Stengel schon viel früher hervorgerufen werden, da hierdurch eine Wachstumshemmung herbeigeführt wird. Dagegen bilden nach Goebel junge, eben erst aus der Erde hervorbrechende Sprosse, wenn sie als Stecklinge behandelt werden, an ihrer Basis eine Erdknolle, während keine Luftknollenbildung in der Blattachse eintritt. Zum Hervorrufen jener scheint demnach eine gewisse Reife zu gehören, die durch das Vorhandensein von reichlich Baumaterial bedingt wird (Goebel, l. c., p. 189). Ich selbst konnte beobachten, daß an denjenigen Zweigen einer Dioscorea Batatas (?), an denen die Blüten nicht zur Entwicklung gelangten, viel eher Brutknollen gebildet wurden, als an den blühenden Sprossen derselben Pflanze, welche durch das Blühen ärmer an Baumaterial geworden waren.

[1]) Vergl. hierzu Goebel 1908 a, p. 121 u. 233.

Unter den Araceen bildet nach Engler (1889. p. 103 u. 139) Remusatia vivipara in den Blattachseln der aufrechten Sprosse, und Gonatanthus in den Achseln der niederliegenden Ausläufer zahlreiche abfallende Brutknospen, die zu neuen Pflanzen heranwachsen. Und von den Zingiberaceen erzeugt Globba marantina nach Eichlers Untersuchungen blütenständige Bulbillen, deren Hauptmasse eine Reservestoffe speichernde Wurzel nach Art der Ficaria darstellt (nach Petersen. 1889. p. 12).

Am verbreitetsten ist das Auftreten von Brutknospen unter den Monokotylen bei den Liliaceen. Eine große Anzahl Liliumarten ist fähig, die Blattachselknospen zu Brutzwiebeln umzubilden. Bei Lilium bulbiferum gehört dieser Vorgang zum Verlauf der normalen Entwicklung und hat hier sogar die geschlechtliche Vermehrung verdrängt, obwohl kräftige Pflanzen noch reichlich Blüten hervorbringen. Ähnliches trifft für Allium sativum zu; hier treten die Brutzwiebeln im Blütenstand auf.

Bisweilen sehen wir, daß Pflanzen, welche infolge ungünstiger äußerer Bedingungen keine Samen haben ausbilden können, ihre Baustoffe nun zur Erzeugung kleistogamer Blüten oder vegetativer Fortpflanzungsorgane verwenden. Bei gewissen Organismen hat sogar die vegetative Vermehrungsweise die geschlechtliche soweit verdrängt, daß Zeugungsverlust eingetreten ist. Und solche Apogamie findet sich keineswegs bloß bei Kulturformen. Außer bei Lilium bulbiferum werden noch bei Lilium tigrinum sproßbürtige Brutzwiebeln in der Blütenregion ausgebildet. An meinen zwiebellosen Stecklingspflanzen, deren Baustoffe meist nicht zur Erzeugung von Blüten ausreichten, waren an den 40—50 cm hohen Sproßachsen etwa 8—12 Brutzwiebeln gebildet, und zwar waren als Ersatz für die Blüten die Achselknospen zu Brutzwiebelchen umgewandelt worden. Daß zwischen Blüten- und Bulbillenbildung anscheinend korrelative Verhältnisse obwalten, so daß bei Steigerung der einen eine Bildung der anderen gemindert wird, erwähnt auch Heinricher (1911. p. 73., P. 4 u. 5). Die von mir beobachteten normalen Freilandpflanzen von Lilium tigrinum von ca. 80 cm Höhe hatten nicht nur Blüten hervorgebracht, sondern außerdem noch die Achselknospen der oberen Stengelregion zu Brutzwiebeln umdifferenziert, so daß eine einzige Pflanze oft bis zu 50 sproßbürtige Zwiebelchen aufwies[1]). — Bei Lilium speciosum blieben die oberen Partien der Sproßachse frei von Brutzwiebelbildung. Dagegen entwickelten sich hier am basalen Stengelteile mehrere Brutzwiebeln, besonders nach Ankerben des Blütenschaftes. Auf p. 50 hatte ich bereits gezeigt, daß auch bei Lilium longiflorum durch lokale Unterbrechung der Leitbahnen an der Stengelbasis Brutknospen hervorgerufen werden. Bei Lilium tigrinum blieb ein Ankerben des Stengels an der Basis zwecks Brutzwiebelbildung an dieser Partie ohne Erfolg. Es scheint demnach bei Lilium tigrinum und L. bulbiferum mehr die obere, blütentragende Stengelpartie, bei L. speciosum und L. longiflorum mehr die Basis des Blütenschaftes zum Hervorrufen von Brutzwiebeln geeignet zu sein. Jüngere Stecklinge von Lilium tigrinum erzeugten aber auch an der Stengelbasis eine größere Anzahl von Brutzwiebeln. Es wurden hierzu nicht nur die Achselknospen verwendet, sondern auch noch Adventivknospen

[1]) Demnach kann die Blütenregion von Lilium tigrinum anscheinend noch mehr Brutzwiebeln produzieren als die von L. bulbiferum (vgl. Kirchner-Loew, Lebensgeschichte d. Bl.-Pfl., I., 3., p. 495, Sturm zitierend).

neben diesen an der Blattansatzstelle regeneriert (vgl. Abb. 5, p. 48). Über Entstehung von Brutzwiebeln an Stecklingen von Lilium Martagon und L. candidum s. p. 48 u. 51.

Besonders interessant in meinen Kulturen war ein Fall von Brutzwiebelbildung an der Schaftbasis[1]) von Lilium tigrinum. Die Zwiebeln waren in passende Erdmischung in Töpfe gepflanzt; letztere wurden noch mit einer Lage Moos bedeckt. Die Töpfe standen in Mistbeetkästen, welche gänzlich der freien Luft ausgesetzt waren. Anscheinend war aber der Wasserabzug in den Töpfen ungenügend. Jedenfalls schrumpften im Juni, als die Blütensprosse schon ca. 20 cm lang waren, alle fleischigen Zwiebelschuppen zusammen und starben ab, ohne daß neue gebildet wurden. Die in ihnen deponierten Reservestoffe gingen aber nicht verloren, sondern waren rechtzeitig an weniger ungünstigen Stellen verlagert worden. Es schwoll nämlich die Basis des Blütenschaftes innerhalb der Beiwurzelzone und auch noch oberhalb dieser keulenförmig an; außerdem wurden die Achselknospen dieser Partie zu kräftigen Brutzwiebeln ausgebildet. Ferner wurden in jeder Blattansatzstelle auch noch bis zu 5 Adventivknospen neben der Achselknospe regeneriert, so daß im ganzen etwa 30 Zwiebeln hier an der unteren Stengelpartie verstreut waren.

Fig. 9. Lilium tigrinum. Verlagerung der Reservestoffe aus der Zwiebel in die Schaftbasis und in an dieser regenerierte Brutknospen.

Die Brutzwiebelchen zeigten Wurzelanlagen, die z. T. auch austrieben. Sogar die Basen der grünen Laubblätter waren an ihrer ganzen Breite auf etwa 5 mm Länge dickfleischig angeschwollen infolge der auch hier reichlich abgelagerten Reservestoffe[2]).

Wie war nun die keulenförmige Anschwellung der Stengelbasis zustande gekommen? Querschnitte ergaben, daß keine Neubildung von Zellen infolge Zellteilung stattgefunden hatte. Es waren vielmehr die sonst kubischen Rindenzellen radial stark gestreckt worden, sodaß sie jetzt dreimal so lang als breit waren. Außerdem war der sonst verdickte, kleinzellige Stereomring hier nicht ausgebildet, sondern seine Zellen waren erweitert worden und hatten sich genau wie das Rindengewebe stark radial gestreckt. Sie alle waren ganz mit Stärke angefüllt.

[1]) Bei Tulipa Gesneriana gelang es mir auf experimentellem Wege, Achselknospen am Blütenschaft zu Brutzwiebeln umzuwandeln. Döring (1910. p. 73) zitiert mehrere derartige Fälle.

[2]) Über die Verlagerung der Reservestoffbehälter bei anderen Zwiebelgewächsen infolge ungünstiger Außenbedingungen wird in einem besonderen Aufsatze berichtet werden, da es über den Rahmen dieser Arbeit hinausgeht.

Durch diese Verlagerung der Reservestoffe retteten also die Pflanzen nicht nur die einmal gebildeten Vorräte noch rechtzeitig vor der unausbleiblichen Zerstörung, sondern dadurch, daß Brutzwiebeln in großer Anzahl gebildet wurden, trugen die schon geschwächten Pflanzen auch noch zur Erhaltung der Art bei. — Zurückzuweisen wäre die Annahme, daß die von den Blättern abgeleiteten Assimilate nicht in der Zwiebel hätten abgelagert werden können, weil diese desorganisierte, sodaß sie sich oberhalb der Zwiebel hätten anhäufen müssen. Denn der Assimilationsapparat der Pflanzen war noch viel zu schwach entwickelt, als daß er in kurzer Zeit so große Mengen Reservestoffe hätte produzieren können.

Hier soll auch das Verhalten einiger **„viviparer"** Gräser erwähnt werden, bei denen Apogamie eingetreten ist. Bei Poa bulbosa var. vivipara verkümmern die Blüten; die Achse der Blütenährchen wächst zu einem vegetativen Sproß heran, der sich später von der Mutterpflanze frei macht. Diese Sprosse erscheinen als kleine Zwiebelchen. Ähnlich vivipare Formen sind von Poa alpina und Aira caespitosa näher bekannt. Goebel (1880. p. 822) hat die Vorgänge der Viviparie bei Poa alpina studiert und gefunden, daß bei der Varietät vivipara der Vegetationspunkt der Ährchenachse nicht verkümmert, sondern daß nach Erzeugung von einigen Hochblättern wieder Laubblätter produziert werden. „Zugleich bilden sich in dem so entstandenen vegetativen Sproß eine Anzahl von Adventivwurzeln aus". Diese Pflänzchen bewurzeln sich, indem sie einzeln abfallen, oder aber die ganze Rispe mitsamt den Pflanzen sinkt zu Boden und bildet in gewissem Abstande von der Mutterpflanze eine Tochterkolonie. Es bleibt dahingestellt, ob das Eintreten der Apogamie oder die Durchwachsung der Infloreszenz als das primäre anzusehen ist. Zweifellos aber besteht zwischen beiden stets eine gewisse Korrelation.

Es ist nicht unwahrscheinlich, daß bei diesen Gewächsen infolge klimatischer Verhältnisse (rauhe, feuchte Luft[1]), Mangel an Wärme u. a.) die für Blütenbildung ungünstigen Faktoren korrelativ der vegetativen Vermehrung günstig sind, sodaß — infolge der vorhandenen Baustoffe im Blütenstand — dieser als vegetativer Sproß weiterwächst. — Junge Individuen in der Infloreszenz kommen noch bei einer langen Reihe von Gräsern vor — hier sei nur noch auf Scirpus prolifer hingewiesen —; sie finden sich aufgezählt in Masters': Vegetable Teratology p. 169 (zit. nach de Vries. 1891. p. 54); vgl. a. Schröter (1908. p. 273) und Schuster (1910. p. 258).

Als Ersatz für die verkümmerten oder überhaupt nicht zur Entwicklung gelangenden Blüten bildet eine Anzahl Allium- und Gagea-Arten eine große Menge Brutzwiebeln in der Blütendolde aus, die leicht abfallen und am Standorte zu neuen Pflanzen heranwachsen. (Näheres hierüber s. Velenovsky. II. p. 707). de Vries (1891. p. 55) zählt weiter (mit genauer Literaturangabe) verschiedene Monokotylen auf, welche Brutknospen in ihren Infloreszenzen bergen, so Oncidium serratum, in deren Rispe alle Blüten und Fourcroya gigantea, bei der oft viele Blüten durch Brutknospen ersetzt sind. Fourcroya tu-

[1]) Die von mir am rechten Rheinufer bei Aßmannshausen in großer Menge angetroffene, ausschließlich vivipare Form von Poa bulbosa stand unmittelbar am Ufer und somit unter dem direkten Einfluß rauher, feuchter Luft. Die Pflanzen wuchsen auf sehr magerem, kiesigem Boden, ebenso wie die von mir am Schachen (bei Garmisch) gefundenen Pflanzen von Poa alpina v. vivipara.

berosa erzeugt nach beendeter Blüte am Blütenschaft eine große Anzahl von Knöllchen (nach Gartenbaulexikon p. 869). Brutknospen statt Blüten treten nach de Vries auch in den Blütenständen von Beschorneria multiflora und Agave vivipara auf.

Schließlich sei noch erwähnt das Vorkommen von Brutzwiebeln an den blattlosen Blütenstengeln[1]) gewisser Liliaceen. Lindemuth (1896. p. 247) fand, daß an abgeschnittenen Blütenschäften von Lachenalia luteola kleine Brutzwiebeln, sowie Wurzeln entstehen. Beide werden aus einem Dauergewebe regeneriert, und zwar sind die Adventivknospen exogener, die Wurzeln endogener Natur und entstehen vor einem peripherischen Stammbündel. Die Brutzwiebeln werden am basalen Teil des Blütenschaftes gebildet, weil an der unverletzten Pflanze die Stoffwanderung in basaler Richtung erfolgte, da die unterirdischen, vegetativen Fortpflanzungsorgane eine stärkere Anziehung auf die Baustoffe ausüben als die befruchteten Samenanlagen. Bei Hyazinthus orientalis dagegen entstanden an einem abgeschnittenen Blütenschaft Bulbillen in der Spitze neben den abgeschnittenen Blütenstielen. Hier reifen nämlich — wie Goebel (1898. p. 38) hervorhebt — die Samen normal; die Wanderung der Baustoffe findet also in dieser apikalen Richtung statt. Lilium candidum, das ebenso wie Lachenalia normal keinen Samen ansetzt, weil die Baustoffe, die sonst zur Samenbildung Verwendung finden würden, in die Zwiebel hinabströmen — wo sie zur Bildung von Seitenzwiebeln gebraucht werden —, kann durch Abschneiden des Blütenschaftes am Abwandern der Baustoffe verhindert werden, sodaß sich jetzt Samen bilden (Goebel. 1898. p. 183). Wenn Wiesner (III. p. 45) meint, „z. B. bei Lilium candidum entstehen an abgeschnittenen Schäften die zur Vermehrung geeigneten Bulbillen", so ist diese Darstellung unrichtig; sie trifft nur für Lachenalia zu, während Lilium candidum unter diesen Umständen wohl Samen ansetzt, aber nie oder nur äußerst schwer zur Bildung von Brutzwiebeln veranlaßt werden kann, wie ich auf p. 51 dargelegt habe. — Ob also die Zwiebeln an der basalen oder apikalen Sproßachse entstehen, hängt nach Goebel ab von der Richtung, in der die sproßbildenden Baustoffe an der unverletzten Pflanze wandern (1905 a, p. 407; vgl. auch 1902. p. 210 u. 1908 a, p. 244).

III. Punkt.

Kapitel 13.

Blattstecklinge von Monokotylen.

Als dritten Punkt der Stecklingsbildung von oberirdischen Organen der Monokotylen ist die Vermehrung aus Blättern zu erwähnen. Es handelt sich in diesen Fällen natürlich um solche Blätter, an deren Basis nicht etwa die Achselknospe noch anhaftete. — Niederblätter, Laubblätter und sogar Hochblätter[2]) sind bisweilen zur Stecklingsvermehrung brauchbar. Die Knospen können normalerweise entweder vorher latent angelegt sein oder sie werden erst infolge äußerer Eingriffe regeneriert: [eine Einteilung, wie sie bereits De Candolle (1835. p. 334 u. 336), Regel (p. 477, 482) und Kny (1904) getroffen haben]. Nur Fälle der letzteren Art sollen in dieser

[1]) Beijerinck (Deel XXV. p. 29) erwähnt Wurzelbildung an treibenden Blütenstielchen von Vallisneria spiralis und ebenso an den Basen der Früchte von Lilium speciosum; Brutzwiebeln wurden aber nicht gebildet.

[2]) Vgl. Kerner, Bd. II. 1891. p. 42 u. 758.

Arbeit näher behandelt werden und nur der Vollständigkeit wegen will ich kurz auch andere Fälle streifen.

Knospenbildung an Zwiebelschuppen, überhaupt an Niederblättern in Form von Brutzwiebeln, ist in der Literatur in größerer Menge seit langem bekannt. De Candolle (1835. p. 334), Regel (1876. p. 478, 483), Vöchting (1887. p. 19 u. 92), Beijerinck (1887. p. 30), de Vries (1891), Kerner (Bd. II. 1891. p. 41) und Stingl (1909. p. 178) geben eine längere Aufzählung davon.

Seit alters viel geübt wird ein Verfahren, an älteren Hyazinthenzwiebeln junge Brutzwiebelchen hervorzurufen. Entfernt man nicht nur den Hauptsproß, sondern auch die ganze Sproßachse der Zwiebel (den Zwiebelkuchen), so werden in der Nähe der basalen Schnittfläche eine große Menge adventiver Brutzwiebelchen regeneriert (vgl. Goebel. 1908 a, p. 159 u. 160. Fig. 71). Ihre Bildung war erst ermöglicht worden nach Entfernen des Vegetationspunktes, nachdem die von diesem ausgehende Hemmung aufgehoben war. Auch die isolierte Zwiebelschale regeneriert Brutzwiebeln. Dasselbe geschieht an den abgetrennten Zwiebelschuppen vieler Lilienarten. Die Regeneration von einer oder mehreren Zwiebeln findet meist an der basalen Partie des Niederblattes statt.

Diese Knospen an abgetrennten Schuppen von Lilium tigrinum sitzen nach Beijerinck (1887. p. 32) auf der Oberseite dicht neben dem Rand, ein wenig oberhalb der basalen Wundfläche. An ihrer Bildung ist eine ganze Gruppe von Zellen beteiligt, zu der auch Epidermiszellen gehören. Gleichzeitig entsteht gegenüber der Adventivknospe „aus dem Pericykel der Zwiebelschuppe" vor einem Gefäßbündel, das unterhalb der Adventivknospe liegt, eine Adventivwurzel, der noch mehrere folgen. Sie treten an der Schnittfläche hervor und sind nur von kurzer Dauer. Beijerinck hebt den wechselseitigen Einfluß hervor, den die entstehenden Knospen und Wurzeln aufeinander ausüben, obwohl doch beide Organe durch mehrere erwachsene Zellen getrennt sind. — In ähnlicher Weise entstehen nach Beijerinck an den Zwiebelschalen der Hyazinthen Brutzwiebeln, jedoch hebt er hervor, daß hier Wurzeln nicht gebildet werden. — G. Stingl (1909) hat an grünen Blättern von Hyazinthus orientalis und H. candicans Wurzelbildung beobachtet (p. 181. Fig. 1). Die Wurzeln durchbohrten die Schnittflächen. — Auch die von mir gesteckten Hyazinthenblätter regenerierten Wurzeln.

Wenn nun auch die Regeneration von Knospen an der Blattbasis die Regel ist, so ist doch der apikale Teil hierzu nicht unfähig. Denn ich sah mehrmals an der apikalen Wundfläche eines noch an der Zwiebel sitzenden Schuppenblattes von Lilium Martagon[1]), dessen Spitze abgebrochen war, mehrere Brutzwiebeln gebildet. Der Hauptsproß der Zwiebel war früher entfernt worden. Die Zwiebel stand in einem Becherglase, das etwa 2 cm hoch mit Wasser gefüllt war. Die Zwiebelschuppen schauten mit ihren Enden aus dem Wasser hervor, während die Vegetationspunkte der gestauchten Sproßachse vom Wasser bedeckt waren. Dieser Umstand mag schädigend auf die Vegetationspunkte eingewirkt haben, so daß die Pflanze an günstigeren Stellen Dauergewebe wieder mobilisierte und Vege-

[1]) Schon Wydler (1872. p. 98) beobachtete, daß auf der Oberseite der Blattschuppen von Lilium Martagon Brutzwiebeln entstehen, bis zu 3 an einem Blatte, bisweilen dicht nebeneinander. Auch am Blattrande können sie auftreten. Sie sind gestielt und bilden, noch an der Mutterpflanze sitzend, Wurzeln.

tationspunkte bildete und diese mit Reservestoffen verproviantierte, so daß angesichts des drohenden Unterganges des Individuums, doch Teile seiner Eigenart erhalten werden konnten.

Auch mitten auf der Rückseite der Zwiebelschale von Fritillaria imperialis[1]) beobachtete ich in einigen Fällen Brutzwiebeln. Sie saßen an der Verzweigung eines Gefäßbündels, da wo die bisher miteinander verwachsenen Basen der Zwiebelschalen sich trennten. Ob diese Brutzwiebeln adventiver Entstehung waren, oder ob sie aus hinaufgeschobenen Achselknospen hervorgingen, konnte ich hier nicht mehr feststellen. Ähnliche Zwiebelchen fand Goebel bei Allium-Arten (1908 b, p. 331).

Zweifellos echte Adventivbulbillen waren an einer Zwiebel von Fritillaria imperialis aufgetreten, die auf feuchtem Sande unter Glasglocke aufbewahrt wurde. Infolge der Feuchtigkeit starben die weicheren Gewebe ab, so besonders die Vegetationspunkte mit Teilen des Zwiebelkuchens. Der sonst von jenen ausgeübte Hemmungsreiz war damit aufgehoben, und nun wurden überall auf den älteren Zwiebelschuppen massenhaft Bulbillen regeneriert. Diese bedeckten sowohl die Außen- wie die Innenseite der Zwiebelschuppen, und saßen über der ganzen Fläche verteilt, nicht weniger an basalen wie an apikalen Partien. Sie traten nur auf gesundem Gewebe auf, dessen Oberfläche noch lebende Zellen aufwies, oft vor einem Riß oder am Rande einer abgestorbenen Blattoberfläche. Bisweilen war aber auch keinerlei äußerer Einfluß wahrzunehmen; dann saßen die Bulbillen mitten auf einer gesunden Zwiebelblattoberfläche. Die Bulbillen wurden in gleicher Weise auf inneren (jüngeren) wie auf äußeren (älteren) Zwiebelschalenblättern gebildet; sie sind demnach zweifellos aus Dauergeweben regeneriert worden. Wurzelanlagen traten bisher auf dem Bildungsherd der Bulbillen am Mutterblatt nicht hervor. Jedenfalls werden sie auch nur an der Basis der eigentlichen Bulbille, aus deren eigenem Gewebe gebildet.

Normal an Laubblättern von monokotylen Pflanzen[2]) werden Knospen angetroffen bei Malaxis paludosa und M. monophyllos, sowie an Atherurus ternatus (Pinellia tuberifera). Letztere ist der Gegenstand zahlreicher Untersuchungen[3]) gewesen (z. B. durch Irmisch, Hansen, Winkler).

Auch adventive Knospen werden an Blättern gebildet. Caladium-Arten werden in Frankreich durch Brutpflänzchen vermehrt, die sich an den Blattstecklingen bilden (nach Löhr. 1909. p. 6). Von Aloë-Arten, von Drimia und Eucomis sind blattbürtige Knospen bekannt. Anbei eine Zusammenstellung der in der Literatur erwähnten Pflanzengattungen, deren gesteckte Blätter Brutknospen bilden können:

Araceen: Amorphophallus, Caladium, Gonatopus, Zamioculcas.

Liliaceen: Allium, Aloë, Drimia, Eucomis, Fritillaria, Gagea, Hyazinthus, Lachenalia, Lilium, Ornithogalum, Muscari, Sansevieria, Scilla.

Amaryllideen: Amaryllis, Crinum, Curculigo.

---

[1]) S. auch Wakker, Haarlem 1885. p. 38, zitiert von Beijerinck 1887. p. 33.

[2]) Über Blattstecklinge von Dikotylen s. außer den oben zitierten Autoren noch: Beinling (1879), Hansen (1881), Goebel (1898. p. 39), Lindemuth (1903), Küster (1903), Winkler (1903), Kny (1904), Riehm (1905), Mathuse (1906), Goebel (1908 a), Löhr (1908), Stingl (1909).

[3]) Die diesbezügliche Literatur gibt Winkler (1908) an. Eine Abbildung aus Irmisch reproduziert Velenovsky (p. 658, Fig. 411).

Iridaceen: Ixia.
Orchideen: Malaxis.

Adventive Brutknospen an Blättern werden meist nur an der Blattbasis regeneriert, da hier nicht nur die wurzelbildenden, sondern auch die sproßbildenden Baustoffe basalwärts strömen. (Vgl. Goebel. 1908 a, p. 244.) Dagegen scheint hier weder die Schwerkraft, noch der Wundreiz von Bedeutung für die Sproßregeneration zu sein. Bisweilen entsteht nur eine Knospe, es können aber auch mehrere regeneriert werden. So sind an einem einzigen Blatte von Ornithogalum thyrsoides (von Turpin) 133 Adventivknospen beobachtet worden (nach Vöchting. 1878. p. 96).

Ich selbst stellte von einer großen Anzahl monokotyler Arten Blattstecklinge her zu allen möglichen Zeiten, um Blätter von verschiedenem Alter und Zustande zu haben. Auch kultivierte ich die Stecklinge unter mannigfaltig abgeänderten Bedingungen; doch erhielt ich zumeist keine Bewurzelung. — Ich lasse hier eine Aufzählung der Arten folgen, deren Blätter eventuell lange Zeit am Leben blieben, aber die doch niemals Wurzeln oder Sprosse regenerierten:

Gramineen: In großer Zahl; alle Blätter starben bald.
Araceen: Aglaonema, Dieffenbachia, Pothos.
Commelinaceen: Campelia (bildete an der Basis ein kallöses [hyperhydrisches] Gewebe, gelangte aber nie zur Wurzelbildung). Cyanotis Somalensis (blieb lange grün).
Liliaceen: Tulipa.
Amaryllidaceen: Narcissus.
Iridaceen: Iris germanica.
Marantaceen: Phrynium, Maranta.
Orchidaceen: Dendrobium, Epidendrum.

Eingehender untersuchte ich die Arten Sansevieria zeylanica (Liliaceae) und Zamioculcas Loddigesii (Araceae); von beiden Gattungen ist bekannt, daß sich aus ihren Blättern, von Sansevieria sogar aus Blattstücken, junge Pflanzen heranziehen lassen.

Kapitel 14.

Sansevieria: Bereits 1860 hat Crüger eine treffliche Untersuchung an Blattstecklingen von Sansevieria guineensis Willd. gebracht. Er stellte fest (p. 370), daß an Teilstücken des Blattes sich an der Basis ein Wulst bildet, dem Wurzeln und Sprosse entspringen. — Zunächst wird auch hier die Wunde abgeschlossen durch parallel zur Schnittfläche gelagerte Zellwände. „Um die bei Sansevieria fast ganz unabhängig verlaufenden Gefäßbündel bildet sich eine Menge von jungen Zellen, und zwar tritt die Zellvermehrung hier weiter in das Blattgewebe hinein.“ Dieses Meristem bezeichnet Crüger als Kambium. In ihm bilden sich anschließend an die beiden Seiten des Gefäßbündelkambiums eines älteren Bündels die ersten Anschlußbahnen, die in die Wurzel führen. Inzwischen hat sich aus dem Teilungsgewebe ein Callus entwickelt. Bei Sansevieria treten die Wurzeln fast alle aus der unteren Schnittfläche des Stecklings heraus. Sie setzen sich angeblich „aus mehreren Gefäßbündeln zusammen, die fast immer von verschiedenen Bündeln des Stecklings ihren Ursprung nehmen“ (p. 372). Ich konnte nun feststellen, daß letzteres an den von mir untersuchten Blattstecklingen von Sansevieria zeylanica niemals zutraf; stets schloß sich das Leitbahnensystem einer Wurzel nur an ein einziges Blattbündel an; ein Blattbündel bildet also eine Wurzel.

Lindinger (1908. p. 371) erwähnt gleichfalls, daß sich Teilstücke von Blättern der Sansevieria leicht bewurzeln. Endlich führt Stingl (1909) an, daß sich seine Stecklinge von Sansevieria guineensis und S. cylindrica an der Schnittfläche reich bewurzelt und Sprosse gebildet hätten. In der Praxis wird diese vegetative Vermehrung von Sansevieria-Arten bereits vielfach angewandt.

Meine eigenen Untersuchungen zielten dahin, die anatomischen Verhältnisse bei der Regeneration von Wurzeln und Sprossen an den Blattstücken von Sansevieria noch näher kennen zu lernen. Ich bediente mich hierzu der Spezies Sansevieria zeylanica Willd. Ausgewachsene Blätter von etwa 50—80 cm Länge schnitt ich quer in 8—10 Teilstücke und steckte diese der Reihe nach in Sand. An sämtlichen Blattstecklingen wurden ausnahmslos Wurzeln regeneriert, auch an den ältesten Stücken von der Blattspitze. Die Wurzeln durchbrachen die Schnittfläche in großer Anzahl. Später entwickelten sich auch Sprosse (s. Abb. 10). Diese entstanden nur an solchen Stellen der Schnittfläche, wo bereits eine Wurzel gebildet war. Bei makroskopischer Betrachtung schienen die Sprosse aus der Wurzelbasis hervorzugehen. Sie wuchsen rhizomartig und erzeugten ihrerseits Wurzeln (vgl. Abb. 10, rechts). Das gesteckte Blattstück wurde erst spät vom Spross abgestoßen oder verblieb an diesem.

Fig. 10. Sansevieria Laurentii. Blattstecklinge mit Wurzeln und mit mehreren Sprossen.

Mikroskopische Untersuchungen über die Regenerationsvorgänge im Blattsteckling ergaben folgendes: Querschnitte durch das gewöhnliche Blatt ließen unter der stark verdickten Kutikula ein weitmaschiges Grundgewebe erkennen. In diesem lagen die Gefäßbündel zerstreut eingebettet. Dem Siebteil des Gefäßbündels vorgelagert war ein starker Sklerenchymstrang, der bei den Bündeln in der Blattmitte am schwächsten, bei denen nach außen zu stärker ausgebildet war. An der Außenpartie des Blattes waren, mehrere Zellagen unter der Epidermis, zahlreiche Sklerenchymstränge ohne Gefäßbündel im Grundgewebe eingestreut.

An den gesteckten Blattstücken traten nun folgende Veränderungen ein: Zunächst wurde — wie schon Crüger angibt — die Wunde durch neugebildete Zellwände abgeschlossen, sodaß eine Art Wundkork hier entstand. Absterbende Leitbündel weiter im Blatt hinein wurden auch durch eine Anzahl untereinander parallel gestellter Korklamellen ringsherum gegen das Grundgewebe abgeschlossen. Diese Zellwände liefen also parallel zur Gefäßbündelachse, standen also senkrecht zur Wundkorkschicht (vgl. Crü-

g e r , Taf. XII, Fig. 20). Dann schritt das Blatt zur Regeneration von Wurzeln. Oberhalb der basalen Schnittfläche, tiefer im Blattgewebe hinein, begannen Zellteilungsvorgänge neben den Gefäßbündeln aufzutreten; vor allem waren die Bündel der morphologischen Blattunterseite hierzu auser-

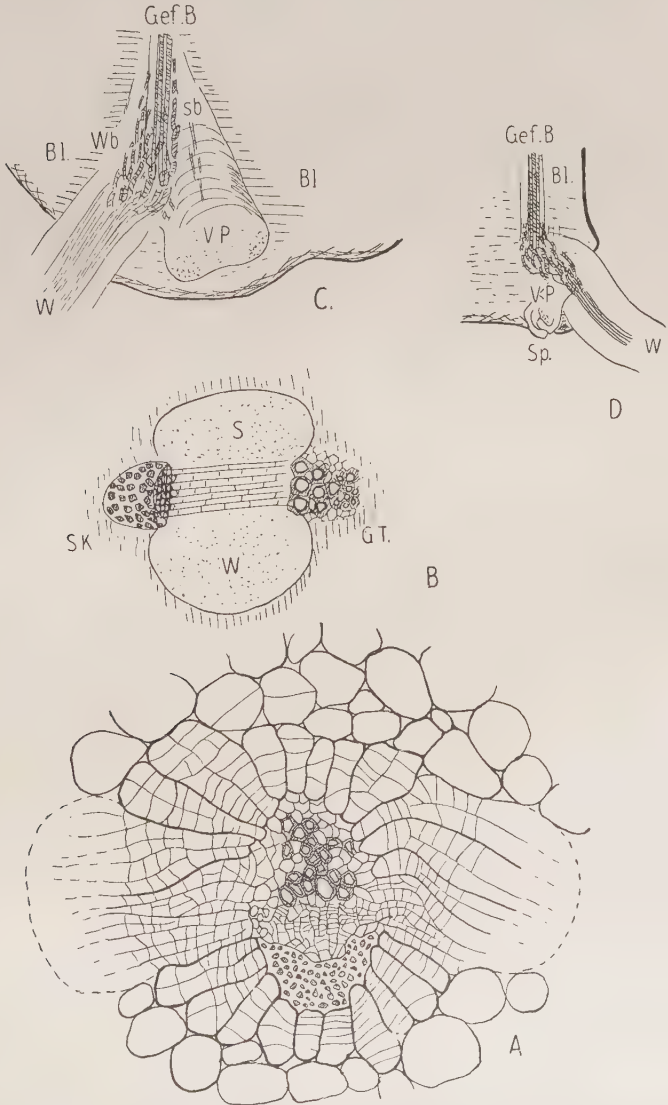

Fig. 11. S a n s e v i e r i a z e y l a n i c a. Zellteilungen der Gefäßbündelscheide und fortgeschrittenere Stadien der Wurzel- und Sproßregeneration. A. B quer; C, D längs geschnitten.

sehen. Die Sklerenchymstränge, welche aller Leitungsbahnen bar waren, regenerierten nicht; waren aber daran anschließend, wenn auch noch so schwach und kaum wahrnehmbar, Leitbündel entwickelt, so regenerierten auch sie neue Gewebe. Am meisten aber waren die großen, inneren Gefäßbündel hierzu befähigt. Ausnahmslos nahmen die Zellteilungen ihren Ausgang von dem Parenchym der Gefäßbündelscheide. Am intensivsten fanden

sie statt rechts und links neben dem ehemaligen Gefäßbündelkambium (Fig. 11 A); nur schwach, bisweilen fast gar nicht teilten sich die Scheidenzellen vor dem Holzteil (GT); noch später zeigten sich schwache Zellteilungen vor dem Sklerenchymbelag. Hier waren ja auch die Zellen des „Sonderpericykels" frühzeitig zu Sklerenchymfasern differenziert worden. In manchen Fällen sah man den Gefäßteil des Bündels weit vom Siebteil und Sklerenchymbelag abgerückt. Zellteilungen waren zwischen beiden eingetreten und hatten — wie auf Querschnitten zu sehen war — schmale, radiale Zellreihen gebildet (Fig. 11 B). Noch deutlicher trat dies an Längsschnitten hervor. Das zeigt, daß das Gefäßbündelkambium der Monokotylen doch nicht immer frühzeitig gänzlich aufgebraucht wird, wie sonst fast allgemein angenommen wird (vgl. p. 27). Daß die Zellteilungen in der Parenchymscheide an der Berührungsstelle von Holz- und Siebteil — also neben dem ehemaligen Gefäßbündelkambium — weitaus am lebhaftesten stattfindet, ist zweifellos auf eine Anregung vom Faszikularkambium zurückzuführen, auch wenn dieses selbst bisweilen keine merklichen Teilungen mehr ausführt. — In späteren Stadien dieses Zellteilungsprozesses gehen nur noch die beiden seitlich das Gefäßbündelkambium begrenzenden Komplexe weitere Teilungen ein. Schließlich gewinnt einer von diesen beiden (W in Fig. 11 B) die Oberhand und unterdrückt das Wachstum des anderen (S). Jener kräftigste Meristemkomplex (W) stellt den Herd der jungen Wurzeln dar. Bald sondern sich in ihm die spezifischen Zonen, vor allen Dingen die Wurzelhaube. Die so entstandene embryonale Wurzel vergrößert sich dann zusehends und durchbohrt die untere Schnittfläche des Blattstecklings.

Auf diese Weise entsteht an einer ganzen Anzahl von Gefäßbündeln je eine Wurzel; deren Leitungsbahnen schließen sich durch kurze Tracheiden an das Bündel an, dem sie ihre Entstehung verdanken. Diese kurzen, schraubig oder netzförmig verdickten Tracheiden setzen sich an die Gefäßbündelbasis des Blattes, durch den Zellteilungskomplex vordringend, seitwärts zwischen Holz- und Siebteile an, und zwar nicht bloß auf der Seite an der Wurzelbasis (Fig. 11 C bei W b), sondern auch an die gegenüberliegende Flanke des Bündels (bei sb), wobei sie um das Blattbündel — meist um den Sklerenchymstrang — herumgreifen. Niemals, auch nicht in etwas späteren Stadien, konnte ich — im Gegensatz zu C r ü g e r — beobachten, daß eine Wurzel sich auch noch an ein benachbartes Bündel angeschlossen hätte. — Später, wenn schon eine Anzahl kräftiger Wurzeln am Blatt gebildet ist, entstehen auch Sprosse. In den zahlreich von mir beobachteten Fällen sah ich sie stets nur in Verbindung mit einer Wurzel hervorgehen.

Aus welchen Geweben werden nun diese Sprosse regeneriert? Oben war gezeigt worden, daß nur die Zellen des Sonderpericykels zu beiden Seiten des Gefäßbündelkambiums weitere Zellteilungen eingegangen waren, und während der kräftigere von diesen beiden Komplexen sich zur Wurzel differenziert hatte, war das Wachstum des anderen (S) zeitweilig sistiert worden. Dieser trat nun, nachdem das Blatt durch die inzwischen kräftig gewordenen Wurzeln ernährt wurde, wieder in Tätigkeit und bildete eine kallöse Wucherung. Diese drang — wie auf Längsschnitten deutlich sichtbar war — auf der anderen Seite vom Blattbündel parallel zur Wurzel, nach außen (Fig. 11 C). Aus den äußersten Zellen dieses Callusmeristems, noch innerhalb des Blattgewebes, bildete sich ein Sproßvegetationspunkt. Der Callus hatte eine „Lohdenkeil"-ähnliche Gestalt angenommen, in welchem am Längsschnitt deutlich perikline, aber nach innen vorgewölbte Zellreihen

sich dokumentierten. In allen von mir beobachteten Fällen war der Sproß hervorgegangen aus Teilungen der neben dem Faszikularkambium gelegenen Gefäßbündelscheidepartie, gegenüber der Wurzel; nur in einem einzigen Falle schien es, als ob dieser Sproß entstanden sei aus dem Perikambium am Stumpfe einer abgeschnittenen Wurzel, jedoch noch innerhalb des Blattgewebes (s. Fig. 11 D). Winkler (1903. p. 103 Anm., u. 1908. p. 17) hat diese Art der Sproßregeneration an Blattstecklingen als nach Typus III gebildet bezeichnet. Der von mir letztgenannte Längsschnitt D glich der von Simon (1908 a, p. 438) gebrachten Fig. 24. Daß Sproßanlagen auch unabhängig von bereits entstandenen Wurzeln am Ende eines Gefäßbündels gebildet werden, glaube ich kaum annehmen zu können. Jedenfalls habe ich bei Sansevieria — im Gegensatz zu Zamioculcas — nie einen derartigen Fall angetroffen. — Das Grundparenchym des Blattes allein regenerierte niemals Wurzeln oder Sprosse.

Wir sehen hieraus: Das gesteckte grüne Blatt kann zwar assimilieren, ihm fehlen aber die Organe zur Aufnahme von Wasser und den darin gelösten anorganischen Nährsalzen. Als das Nötigste werden also am gesteckten Blatt zuerst die Wurzeln gebildet. Dann, nachdem so die Vorbedingungen zum Weiterleben geschaffen sind, werden auch Sprosse regeneriert (vgl. Lindemuth. 1903. p. 481; vgl. auch Winkler. 1908. p. 19 unten).

Meine Untersuchungen an Blattstecklingen von Sansevieria bestätigen wiederum — im Gegensatz zu älteren Angaben, die nichtsdestoweniger noch jetzt in Abhandlungen und Lehrbüchern verbreitet sind (vgl. p. 27) — vollkommen die Ergebnisse van Tieghems (1888. p. 565—568), daß nämlich an Blattstecklingen von Monokotylen die regenerierten Wurzeln lediglich aus der Gefäßbündelscheide, also aus dem Sonderpericykel allein hervorgehen, und daß nicht das Gefäßbündelkambium die Wurzeln erzeugt hat (vgl. p. 27 u. 28).

Andererseits aber konnte ich feststellen, daß bisweilen das Kambium in monokotylen Gefäßbündeln nicht restlos frühzeitig aufgebraucht wird, sondern daß es in manchen Fällen in der Lage ist, sekundär wieder in Zellteilungstätigkeit zu treten, eine Erscheinung, auf die bereits Queva (1899) bei Gloriosa hingewiesen hat.

Kapitel 15.

Zamioculcas Loddigesii Schott.: Die Aracee Zamioculcas besitzt einfach gefiederte Blätter, deren Teilblättchen sich unschwer ablösen und auf geeignetem Substrat an ihrer Basis eine über erbsengroße Knolle bilden, an welcher zuerst Wurzeln, dann Sprosse regeneriert werden. Eine genauere Beschreibung dieses Vorgangs gibt Engler (1881. p. 189), sonst aber scheint er wenig[1]) bekannt zu sein; in den zahlreichen (an a. O. zitierten) Versuchen über Blattstecklinge ist Zamioculcas wenigstens nicht berücksichtigt worden. Daß indes außer den von Engler angeführten Regenerationserscheinungen auch noch andere an dieser Gattung hervorgerufen werden können, will ich im folgenden zeigen. — Zunächst hebt Engler hervor, daß die Teilblättchen dick und reich an plastischen Stoffen sind. An einem gesteckten Blättchen schwillt — nach Engler 1881 — das basale Ende knollenförmig an. An der oberen Hälfte der Knolle

[1]) In der Literatur fand ich das Reproduktionsvermögen der Zamioculcas-Blättchen nur noch von Goebel (1905 a, p. 410) erwähnt.

treten an den verschiedensten Stellen Wurzeln hervor. Knospen entstehen später „unmittelbar neben dem scheinbaren Ende des Blättchens", einzelne auch gegen die Mitte des Knöllchens. (Vgl. hierzu auch die Abbildung in Engler-Prantl, Pflanzenfamilien II. 3. 1889. p. 117. Fig. 75, H.)

Für meine eigenen Untersuchungen über Zamioculcas hatte ich mir drei Fragen vorgelegt: 1. Ist an der Abbruchsstelle der Teilblättchen ein Trennungsgewebe ausgebildet, etwa wie bei Sedum Stahlii, oder kann auch das Blattgewebe oberhalb der Abbruchstelle regenerieren? — 2. Vermögen auch einzelne Teilstücke der Fiederblättchen zu regenerieren, und zwar nicht nur Wurzeln, sondern auch Sprosse? (vgl. die Bemerkung weiter unten über die unvollständige Regeneration an Blattstücken von Sedum Stahlii). — 3. Ist die Regenerationsfähigkeit nicht nur auf die Fiederblättchen beschränkt, sondern allgemein auch auf beliebige Teile des Blattstiels ausdehnbar? — Ich bemerke im voraus, daß ich nach meinen Untersuchungen alle drei Fragen in bejahendem Sinne beantworten muß.

ad 1. Regeneration an ganzen Fiederblättchen:

Die am Blattstiel sitzenden Teilblättchen gehen an ihrer Basis nicht gleich in die Blattspreite über, sondern sind mit einem etwa ½ cm langen Stielchen an dem Blattstiel inseriert. Dieses runde Stielchen kennzeichnet sich auch äußerlich schon durch die viel hellere Färbung gegenüber der eigentlichen Spreite. Die Teilblättchen brechen leicht ab. Die Abbruchstelle liegt nun aber nicht unmittelbar an der Ansatzstelle des Stielchens am Blattstiel, sondern stets etwa 2 mm davon entfernt, so daß nach dem Abbrechen des Blättchens am Stiel stets noch ein Stummel vom Stielchen übrig bleibt. Es lag nahe anzunehmen, daß diese Abbruchstelle gerade an dieser Partie vorbestimmt sei, und daß hier etwa eine Trennungsschicht läge, wie sie ähnlich Goebel (1908 a, p. 139. Fig. 57) bei Sedum Stahlii nachgewiesen hat. Doch das dort auftretende „kleinzellige zartwandige Gewebe" suchte ich vergebens bei Zamioculcas. Die Wandverdickungen der Zellen an der Abbruchstelle waren bei dieser Aracee nicht dünner als an höheren Partien des Stielchens und der Blattnerven. Diese (chlorophyllärmeren) Zellen schienen lediglich über größeren Wasserreichtum zu verfügen, so daß sie dadurch sehr spröde wurden. — Nachdem ich mikroskopisch kein offensichtliches Trennungsgewebe an der Abbruchstelle der Zamioculcas-Blättchen gefunden hatte, lag der Schluß nahe, daß auch noch die oberhalb der normalen Abbruchstelle liegenden Partien des Blattnervs zur Regeneration von Knöllchen fähig wären. Ich trennte also mit dem Rasiermesser die Fiederblättchen 0,5—1 cm oberhalb der gewöhnlichen Abbruchstelle vom Blattstiel ab und steckte solche Blätter in Sand. Tatsächlich zeigte sich auch hier bei allen die gewöhnliche Callusbildung an der Blättchenbasis.

Die Entstehung der kallösen Knöllchen am basalen Teile eines Fiederblättchens aus dem Gewebe der Mittelrippe geschieht in folgender Weise: Die Wunde wird durch ein Korkgewebe abgeschlossen; dann treten lebhafte Teilungen aller parenchymatischen Zellen an der untersten Blattnervpartie ein. Die toten Gefäßelemente zerreißen, so daß später bisweilen selbst in dem untersten Teile des knollenartigen Callusgewebes kurze Gefäßbündelbruchstücke eingesprengt liegen. Außer diesen besteht das Knollengewebe aus großzelligem Parenchym, das mit Stärkekörnern vollgepfropft ist. Unter den abgestorbenen Oberflächenzellen des Callusgewebes liegt eine Phellogenschicht. Später wird der Callus auch von langen, dünnen Leitbahnen

durchsetzt, welche aus Procambiumsträngen hervorgegangen sind, und welche sich in ihrer Mehrzahl als Anschlußbahnen des Sprosses offenbaren. Sie legen sich an die ursprünglichen kräftigen Enden der Blattbündel an und durchstrahlen von da aus den Callus. Hat die Knolle eine bestimmte Größe erreicht, so bilden sich in ihr die Wurzelanlagen aus. Hier zeigte sich nun, daß das Callusgewebe an sich zu dieser Zeit nicht mehr embryonalen Zustand besitzt, sondern bereits vom Nachbargewebe induziert ist. Denn niemals sah ich gewöhnliche Callusparenchymzellen[1]) sich zur Regeneration eines Wurzelherdes teilen. Wenn also auch das ganze Parenchym zur Regeneration des Knöllchengewebes fähig ist, so sind die Gefäßbündelscheiden doch am lebhaftesten daran beteiligt.

Durch einen Längsschnitt hatte ich die eine Hälfte des Blättchenstiels entfernt und das Fiederblättchen in Sand gesteckt. Bald war auf der ganzen Schnittfläche ein longitudinaler Callusstreifen gebildet, unmittelbar über einem Gefäßbündel.

Wurzeln entstanden am gesteckten Blatt ausnahmslos in unmittelbarer Nähe von Gefäßbündelelementen. Ich konnte einwandfrei feststellen, daß wie bei Sansevieria, so auch hier Parenchym der Gefäßbündelscheide an der untersten Partie eines Blattbündels in lebhafte Teilungen einging, welche dann den Bildungsherd der Wurzel darstellten. — An jedem Gefäßbündel sah ich auch hier nur eine einzige Wurzel gebildet.

Die Wurzeln entstehen nur in der oberen Knollenpartie, während der untere Teil ausgewachsener Knollen in seinem Innern nur schwammige Parenchymzellen birgt. Diese Entstehung der Wurzeln am apikalen Teil der Knolle steht scheinbar im Widerspruch zur Polarität. Seinen Grund hat das aber darin, daß die basalen Enden der ursprünglichen Blattbündel, an welchen die Wurzeln gebildet werden, nur in der oberen Knollenhälfte anzutreffen sind, die Polarität aber jedenfalls nichts anderes ist als der Ausdruck der in der Pflanze vorhandenen Baustoffverteilung (vgl. Goebel. 1905 a, p. 407 u. a. O.).

Die untere Partie der Knolle ist nur Speicherorgan für Reservestoffe. An älteren Knollen nimmt dies Gewebe eine schwammartige Struktur an. Die großen Zellen strecken sich in die Länge. An eine Zentralzelle anschließend, strahlen sie von diesen Mittelpunkten nach allen Seiten radial aus, nicht unähnlich der Zellenanordnung, die man in holzigen Früchten als Steinzellen bezeichnet. Zwischen den Zellstrahlen liegen Luftlücken. So wird die untere Knollenhälfte im Innern von einer ganzen Anzahl solcher sternartigen Komplexe eingenommen, die mit ihren ausstrahlenden Zellen alle untereinander verbunden sind. Sekundäre Leitbündel finden sich in dieser unteren Partie im Gegensatz zu der oberen nur wenig. — Nach außen zu abgegrenzt wird dieser untere Knollenteil durch mehrere perikline, parallel zur Außenfläche verlaufende Zellagen, deren Zellen von flach tafelförmiger Gestalt sind. Zu äußerst liegen verkorkte und abgestorbene Zellen. Ein Phellogen ist vielfach vorhanden.

Die Wurzeln an Blattstecklingen von Zamioculcas entstanden also am untersten Ende eines Gefäßbündels, seitlich von diesem, in dem angeschwollenen Teile der Fiederblattbasis. Oberhalb der Anschwellung,

[1]) Stoll (1874. p. 789 u. 761), welcher dem gesamten Parenchym der Monokotylen die Fähigkeit zur Callusbildung zuspricht, behauptet allgemein, daß Wurzeln nicht im Callus selbst, sondern nur an Organen oberhalb des Calluswulstes gebildet werden könnten.

am Blatt selbst (Fig. 12, Bl), traten keine Wurzeln auf. Sie gehen hervor aus einer Anzahl von Zellen der Bündelscheide, auf einer Seite am Gefäßbündel. Frühzeitig sondern sie sich in ihre einzelnen Teile und besitzen dann, wie alle noch latenten Wurzeln innerhalb der Blattknolle, ein hutpilzähnliches Aussehen (vgl. Fig. 12 bei W). Mit kurzen, verdickten Tracheïden schließen sie ihre Leitbündel an das „Mutterbündel" des Blattes an, dem sie ihre Entstehung verdanken. Zu anderen Gefäßbündeln als den Mutterbündeln sah ich sie nicht in Beziehung treten. Sind einige Wurzeln der Knolle erst nach außen gedrungen, dann erfolgt auch die Regeneration von Sprossen (Sp). Diese treten meist im Callus auf der Ventralseite des

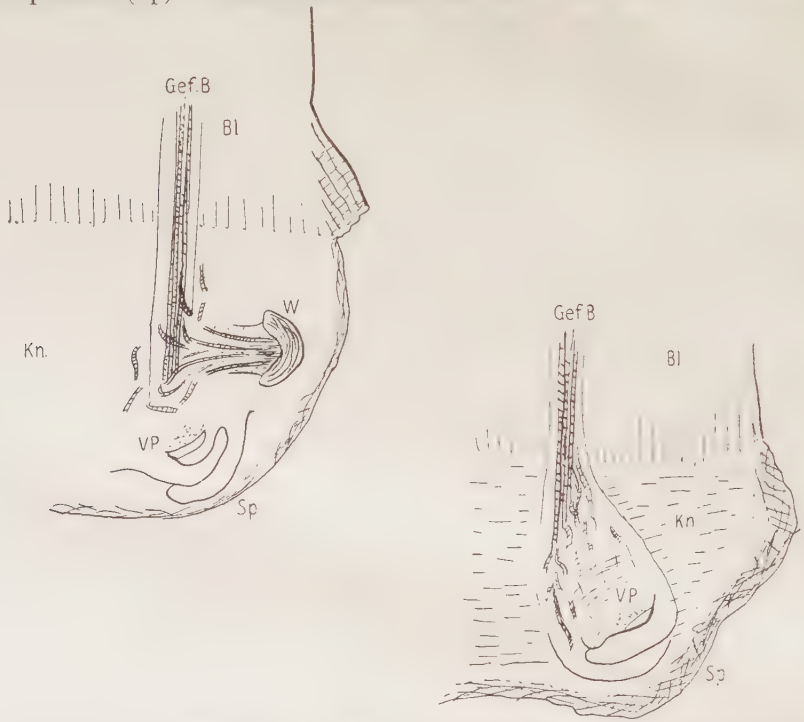

Fig. 12. Zamioculcas. Knöllch.-Regen. a. d. Blättchenbasis; Längsschn., Erkl. i. Text.

Blättchens auf. Sie entstehen auch hier auffallenderweise fast stets im Zusammenhang mit einer Wurzel, und zwar sah ich sie in der Verlängerung desselben Gefäßbündels gebildet, dem auch die dabei liegende Wurzel ihre Entstehung verdankt. Wenn auch anscheinend nicht wie bei Sansevieria immer unmittelbar gegenüber der Wurzel am Gefäßbündel entstanden, so geht doch auch an den Zamioculcas blattstecklingen der Sproß aus Zellteilungen der Gefäßbündelscheide hervor. Diese Teilungen bilden im Callusgewebe zunächst einen meristematischen Hügel, an dessen Oberfläche sich — noch innerhalb des Knollenparenchyms — der Sproßvegetationspunkt (VP) aussondert. — Vielleicht wird die Entstehung der Sprosse neben der Wurzel einmal dadurch hervorgerufen, daß am Wurzelherd die Zellteilungstätigkeit reger war, sodaß dadurch ein Zuströmen von Baustoffen stattgefunden hat, andererseits aber hat sicher durch die Funktion der Wurzel die Qualität der Baustoffe eine Änderung erfahren, insofern als die organischen Baustoffe nicht mehr überwiegen.

Ich beobachtete auch mehrmals den Fall, daß direkt aus dem Zellteilungskomplex an der Gefäßbündelbasis ein Sproßvegetationshügel hervorging, ohne daß ich zugleich auch eine Wurzel antraf (Fig. 12, rechts).

Über die anatomischen Verhältnisse in der Knolle an Blattstecklingen von Zamioculcas konnte ich noch folgende Beobachtungen anstellen: Die Entstehung der Wurzeln ist typisch endogen, tief im Innern der Knolle (Kn), zumeist mehr als 8 Zellagen unter der Oberfläche. Die Sprosse gehen zwar auch aus einem Gewebe hervor, das von denselben endogenen Gebilden abstammt. Jedoch wird ihr Vegetationspunkt nicht sofort tief innen in der Knolle als solcher ausgebildet, sondern zumeist entsteht ein callöser Meristemhügel, der sich vergrößert und sich nach außen vordrängt, und der —

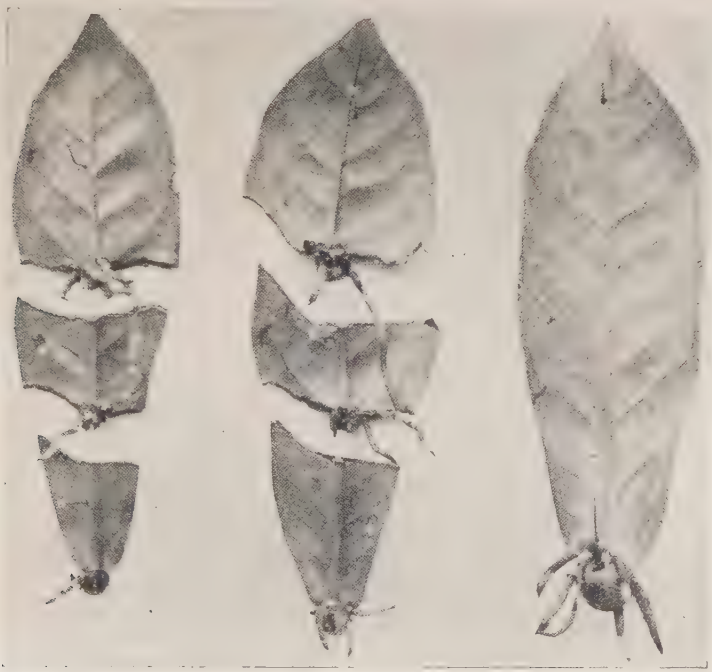

Fig. 13. Zamioculcas Loddigesii. Regeneration an Fiederblättchen und Teilstücken dieser.

allerdings noch im Innern der Knolle — aus Zellen seiner Oberfläche den Vegetationspunkt hervorgehen läßt. Dann bildet dieser, immer noch innerhalb des Knollengewebes, die ersten Blattanlagen (s. Fig. 12, VP). — Im Gegensatz zur embryonalen Wurzel schließt sich der Sproß erst spät durch Leitbahnen an das Blattbündel an. Diese entstehen mehr an der Peripherie der Knolle aus langen, dünnen Procambiumsträngen. Die Anschlußbündel zum Sproß laufen demnach flacher und mehr an der Oberfläche der Knolle, weil sie in die Blätter führen, während die Anschlußtracheiden der Wurzel noch tief im Innern der Knolle direkt in die Wurzelbasis einmünden.

An mehreren Objekten konnte ich noch eine procambiumähnliche, helle, zartwandige Zone beobachten, die von der Basis der ursprünglichen Blattbündel der oberen Knollenhälfte ausging, und welche etwa 6—8 Zellagen unter der Knollenoberfläche parallel zu dieser verlief. An dieser Zone sah

ich auch Wurzeln entstehen, doch da sich dicht daneben das Ende eines Blattbündels befand, war nicht mehr zu entscheiden, ob nicht die Wurzeln vielleicht diesem ihre Entstehung verdankten. Diese procambiumähnliche Zone, die noch etwa 5 Schichten unter dem Phellogen lag, erinnerte mich sehr an das Wundholzmeristem am basalen Ende dikotyler Stecklinge. Wie Simon (1908 a, p. 367, 406 u. 409) angibt, entsteht auch im basalen Wundholze des dikotylen Callusgewebes, anschließend an das Stammcambium, eine Meristemzone, die parallel zur Außenfläche der Wunde verläuft und die dort neben der normalen Holz- und Bastproduktion auch Wurzeln bilden kann.

Daß die Zellteilungen des Wurzelherdes und später auch die für den Sproßcallus unmittelbar an einem Gefäßbündel entstehen, kann nächst der besonderen Regenerationsfähigkeit der Scheidenzellen auch noch mit veranlaßt werden durch die günstigen Ernährungsverhältnisse, da die Parenchymscheidenzellen neben den Leitbahnen unmittelbar an der Nährstoffquelle sitzen (vgl. p. 28). Bekanntlich weisen ja infolge der günstigeren Ernährungsverhältnisse stärkere Blattnerven eine üppigere Callusbildung auf als schwächere (vgl. auch z. B. Küster. 1903 b, p. 168).

Fig. 14. Zamioculcas Loddigesii. Regeneration an Blattstielbasis und Blattstielmittelstück.

ad 2. Da ich an der Abbruchsstelle der Fiederblättchen kein besonders ausgebildetes Trennungsgewebe gefunden hatte, und da auch die Blättchen 1 cm von der Abbruchsstelle entfernt gleichfalls noch eine Knolle regeneriert hatten, schnitt ich Fiederblättchen quer in drei Teile, in der Hoffnung, auch am Mittelnerv der Blättchenstücke Callusbildung zu erhalten. Diese Erwartung ging in Erfüllung: jeweils an der Basis des Blättchennervs des betreffenden Blättchenstückes wurde ein Callus regeneriert, der entsprechend der kleineren Assimilationsfläche auch kleiner blieb als der von ungeteilten Fiederblättchen. Auch am Callus jener Teilblättchen wurden Wurzeln und Knospen genau in der vorhin beschriebenen Weise regeneriert (s. Fig. 13).

ad 3. Hierdurch ermuntert, machte ich auch Stecklinge vom Blattstiel, und zwar aus seinen verschiedenen Partien, mit und ohne anhaftenden Fiederblättern. Dank ihres Chlorophyllgehaltes konnten auch die blättchenlosen Blattstiele assimilieren und gelangten zur Regeneration. Auf Abb. 14 rechts ist der keulenförmig angeschwollene Basalteil des Blattstiels wiedergegeben. Ich hatte ihn etwa 2 cm oberhalb der Erde glatt abgeschnitten und nach dem Abtrocknen der Schnittfläche in

Sand gesteckt und feuchtwarm kultiviert. Nun bildete sich auf der Schnittfläche vor jedem Gefäßbündel ein kleiner Wulst, so daß die ganze Fläche von lauter kleinen Hügeln von der Größe eines Senfkorns bedeckt war.

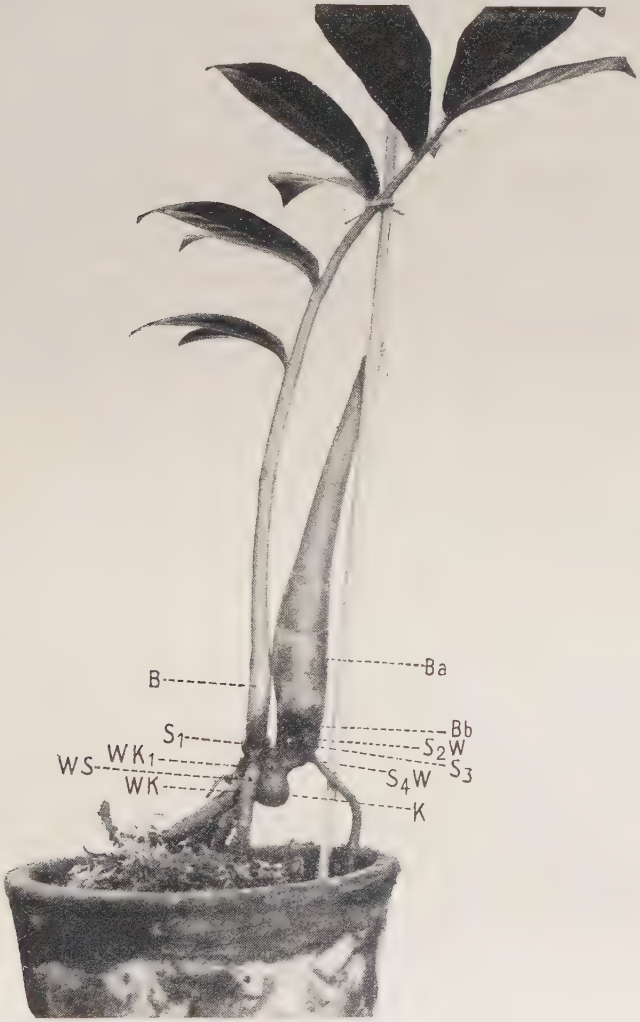

Fig. 15. Zamioculcas. Weiteres Stadium der Regeneration an der Blattstielbasis. Erkl.: Ba = alter Blattstiel, der das Folgende regenerierte: (Bb = Blattstielbasis, schräg geschnitten.) S_2W = Knospe neben einer Wurzel, diese entfernt. S_3 = Knospe, vermutliche Wurzel ist nicht ausgetrieben. S_4W = Wurzel, auf der Rückseite des Blattstiels, Sproß daneben auf der Figur nicht sichtbar. K = Knolle. WK u. WK_1 = Wurzeln am apikalen Teile der Knolle, die beiden Wurzeln bei WK_1 wurden vorher weggeschnitten; WK ist die erstgebildete Wurzel (wie in Fig. 14, rechts). WS = selbständige Wurzeln an der Basis des jungen Sprosses (S_1) mit dazugehörigem Blatt (B).

Einige Wülste waren größer geworden, und von diesen hatten besonders zwei fast Erbsengröße erreicht. Dicht am Rande jedes dieser beiden Calli war eine dickfleischige Wurzel aus der Blattstielbasis hervorgewachsen; der Callus war also neben der Wurzel aus dem gleichen Gefäßbündel des Blatt-

stiels gebildet worden. An jedem der beiden Calli war bereits eine Knospe zu erkennen. — An einem anderen Stecklinge waren aus dem unteren Teile des Blattstiels vor einigen Gefäßbündeln Wurzeln mit danebensitzendem Callus in der normalen, eben beschriebenen Weise gebildet. An diesem Steckling sah ich aber auch auf der Schnittfläche vor mehreren Gefäßbündelenden je einen Calluswulst mit Knospe, ohne daß daneben eine Wurzel ausgebildet gewesen wäre. Entweder war die Wurzel nicht zur Weiterentwicklung gekommen, oder es war überhaupt keine angelegt worden. Letzteres scheint bisweilen, wenn auch selten, bei Zamioculcas vorzukommen. An einem Längsschnitt durch die Basis eines Fiederblättchens hatte ich auch die ersten Anfänge desselben Vorganges mikroskopisch beobachten können (vgl. Beschreibung p. 93, s. a. Fig. 12 rechts u. Fig. 15 bei S_3).

Der andere Steckling auf der Abbildung Fig. 14, links, ist einer höheren Partie des Blattstieles entnommen; ihm ist auch ein Teilblättchen belassen worden. Auch er hat vor einer Anzahl Gefäßbündel auf der Schnittfläche 6 Wurzeln erzeugt. Die Calluswülste daneben waren noch sehr klein, doch deutlich erkennbar. Auch hier sitzt vor jedem Gefäßbündel nur eine Wurzel.

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß embryonale Zellen der Gefäßbündelscheide aus allen Teilen des Blattes von Zamioculcas zur Regeneration von Wurzeln und Sprossen fähig sind.

Es sei mir gestattet zum Vergleiche hier eine dikotyle Pflanze heranzuziehen. Bekanntlich bewurzeln sich die abgefallenen Blätter gewisser Sedum-Arten im normalen Verlaufe der Entwicklung leicht und bilden gleichzeitig Sprosse. Kerner gibt in seinem „Pflanzenleben“ (II. 1891. p. 758) eine Abbildung von Sedum dasyphyllum, dessen dickfleischige Blätter[1]), wenn sie abfallen, neue Pflänzchen regenerieren. An dem schon erwähnten Sedum Stahlii (abgebildet von Goebel. 1908 a, p. 139. Fig. 58) brechen die zylindrischen Blätter gleichfalls äußerst leicht ab; auch sie rufen dann mit Leichtigkeit eine neue Pflanze ins Leben, indem sie gleichzeitig Sprosse und Wurzeln an ihrer Basis regenerieren. Das zartwandige Gewebe an der Abbruchsstelle scheint diesen Vorgang zu ermöglichen.

An abgebrochenen Blättern von Sedum Stahlii entfernte ich nun mit einem Rasiermesserschnitt die Blattbasis auf eine Strecke von einigen mm und steckte die so nur ganz wenig gekürzten Blätter wieder in den Sand. Durch den Schnitt war das zartwandige Gewebe entfernt worden. Nunmehr wurden im Zentrum der Blattbasis Wurzeln zwar wieder regeneriert, aber an keinem der zahlreichen Blattstecklinge hat sich jemals ein Sproß entwickelt, während die ungekürzten Blattstecklinge inzwischen längst reichbeblätterte Pflänzchen hervorgebracht haben. Die Wurzeln an den sproßlosen Blattstecklingen waren wiederum aus den Zellen der Gefäßbündelscheide hervorgegangen. Das Gefäßbündel verläuft hier ganz in der Mitte in der Längsachse des walzenförmigen Blattes; die Gewebe ringsherum sind als Wasserspeicher ausgebildet. Wir haben es hier anscheinend mit einem jener schon erwähnten Fälle von „unvollständiger Regeneration“ zu tun.

Kapitel 16.

Bryophyllum. Wie fast alle Blattstecklinge (vgl. p. 85), so unterwarf ich auch die gesteckten Blätter der Dikotyle Bryophyllum crenatum den verschiedensten Bedingungen, da anzunehmen war, daß eine geeignete

[1]) „In der Hochblattregion entstehen die Ableger durch Umwandlung von Blütenblättern zu Laubblättern“ (p. 758).

Behandlung des Stecklings die Qualität des Regenerats beeinflussen würde. Die zu steckenden Blätter entnahm ich gleichzeitig Pflanzen, die unter verschiedenen Bedingungen kultiviert wurden, sowohl solchen, die relativ trocken standen und die vermutlich reich an organischen Baustoffen waren, als auch solchen aus feuchtwarmen Kulturhäusern. Die Blätter einer Serie stammten auch von ungleich alten Pflanzen ab, sowohl von blühbaren als von jungen Individuen. Denn Sachs und später Goebel (z. B. 1898. p. 40 u. 1905 a, p. 394) haben dargetan, daß blühfähige Pflanzen Anderes regenerieren, als die noch von Jugendkraft strotzenden. — Ferner wurden von mir stets ältere und jüngere Blätter, die sich also zweifellos in verschiedenem Entwicklungszustande befanden, gleichzeitig zu den Regenerationsversuchen herangezogen, da anzunehmen war, daß sie sowohl hinsichtlich der Menge der Baustoffe als auch hinsichtlich der Regenerationsfähigkeit ihrer Zellen voneinander verschieden waren. Ich wiederholte auch die Stecklingsversuche zu verschiedenen Jahreszeiten, da erfahrungsgemäß in manchen die Regeneration leichter erfolgt. Ferner wurden die Blattstecklinge der verschiedensten Pflanzen auch verschiedenen Kulturmethoden unterworfen. Sie wurden in Erde, in ausgewaschenen Sand oder auf Torfmoos kultiviert, unter Glasglocken gehalten oder der Gewächshausluft ausgesetzt; zuerst trocken, dann feucht gehalten oder umgekehrt; durch letzteres hatte Klebs Bryophyllum-Pflanzen umgestimmt (1904. p. 613).

Bei allen anderen Blattstecklingen hatte sich allerdings trotz der abgeänderten Bedingungen kein Einfluß hinsichtlich der Regeneration gezeigt. Nur die Dikotyle Bryophyllum crenatum lieferte mir infolge äußerer Beeinflussung überraschende Resultate, die ich hier anhangsweise mitteilen möchte.

Bekanntlich bewurzeln sich normal die gesteckten Blätter von Bryophyllum an ihrer Basis nicht. Das liegt aber nicht daran, daß diese „die Eigenschaft besitzen, sich nicht zu bewurzeln", wie de Vries meinte (1891. p. 63), sondern die Blätter haben, wie Goebel verschiedentlich[1]) gezeigt hat, „keineswegs das Vermögen der Bewurzelung verloren. Vielmehr bewurzeln sie sich dann, wenn ihnen die Adventivknospen genommen wurden, also diese nicht die Möglichkeit hatten sich zu bewurzeln" (Goebel. 1908 a, p. 148). Denn die Entwicklung der Blattknospen unterdrückt die Fähigkeit des Blattes, an seiner Stielbasis Wurzeln zu bilden. Goebel gibt auch in seiner Experimentellen Morphologie in Fig. 62 die Abbildung eines Blattes von Bryophyllum crenatum wieder, das ohne Entknospung an seiner Basis Wurzeln regenerierte, weil an diesem Blatte die Ausbildung der randbürtigen Blattknospen unterblieben war. Dies Blatt verhielt sich somit wie ein entknospetes. Normale Blattstecklinge aber bilden nach Goebel niemals Wurzeln an ihrer Basis, und alle gegenteiligen Annahmen beruhen danach auf einem Irrtum. (1903. p. 133 Anm.). Von all den Experimentatoren mit Bryophyllum-Blättern hatte allein Mathuse (1906. p. 174, 14) Wurzelbildung an der Basis des Blattstiels auch ohne Entfernung der Randknospen ganz allgemein beobachtet. Goebel (1908 a, p. 149) nimmt hier an, daß das abweichende Verhalten von Mathuses Versuchsobjekten begründet sein könne in deren „innerer" Beschaffenheit oder in der chemischen Beschaffenheit des Sandes, in dem die Bewurzelung erfolgte.

[1]) z. B. 1902. p. 396; 1903. p. 133 (1905 a, p. 392).

Auch ich pflanzte nun zu verschiedenen Jahreszeiten in der schon oben angeführten Weise Blattstecklinge von Bryophyllum crenatum. Sie alle zeichneten sich stets durch Nichtbewurzelung der Blattbasis in der normalen Weise aus. Stets trieben dafür die blattrandbürtigen, latenten Knospenanlagen aus und bildeten Sprosse, die an ihrer Basis Wurzeln produzierten. Allein im September 1911 fand ich zu meiner großen Überraschung, daß fast alle aufrechtstehenden Blätter der Augustserie (9 von 10 Blattstecklingen) nicht nur die blattrandbürtigen Sproßanlagen ausgetrieben, sondern auch fast gleichzeitig Wurzeln an der Basis des Blattstieles gebildet hatten. Die blattbürtigen Knospen blieben zunächst in ihrer Entwicklung ziemlich zurück. Als die Stecklinge später unter anderen Bedingungen weiterkultiviert wurden, wuchsen nicht nur die Wurzeln an der Blattbasis weiter, sondern auch die kleinen Sprosse nahmen das Wachstum wieder auf und trieben an ihrer Basis eine Anzahl Luftwurzeln. In einigen Fällen hatte auch die Blattbasis später noch einen oder mehrere Sprosse regeneriert, die dann sogar dank der günstigeren Gefäßbündelanschlüsse direkt an die basalen Wurzeln die Oberhand gewannen. Ich bemerke ausdrücklich, daß Wurzeln an dem jungen, basalen Sproß noch nicht gebildet waren, es waren ausschließlich blatteigene Wurzeln (s. Fig. 16). Die neun Blattstecklinge dieser Serie konnte ich leider nicht weiterkultivieren, da mir in jeder Nacht mehrere durch Schneckenfraß zerstört wurden.

Fig. 16. Bryophyllum crenatum. Am gesteckten Blatt sind d. randständigen Sproßanlagen ausgetrieben und gleichzeitig an der Blattstielbasis Wurzeln regeneriert worden; später entsprang auch ein Sproß. $^1/_2$ nat. Gr.

Wodurch waren nun wohl die Blattstecklinge gerade dieser einen Serie zur gleichzeitigen Regeneration von blattrandbürtigen Sprossen und blattstielbürtigen Wurzeln veranlaßt worden? Denn sowohl früher wie später habe ich dies Ergebnis nicht wieder erzielt.

Der Kulturzustand der Mutterpflanzen war auch zu den anderen Zeiten nicht merklich verschieden. Für die Stecklingsversuche hatte ich von verschiedenen Pflanzen kräftige Blätter entnommen; diese waren reich an Reservestoffen, da die Pflanzen in kleinen Töpfen in einem trockenen, mittags heißen Glashause standen. Die 10 Blätter steckte ich in flache Schalen mit gut gewaschenem Sand, derart, daß die Basis des Blattstiels nur flach in den Sand kam, während die Blätter selbst aufrecht standen. Einerseits des Wasserabzugs wegen und andererseits zur Unterstützung der Blattspreite hatte ich die Blätter ganz an die Peripherie des Topfes gepflanzt, so daß sich die Blattspreiten an den Rand der Schale anlehnten und ihn noch weit überragten. Diese Stecklinge wurden nicht durch eine Glasglocke vor Wasserverlust geschützt. — Diese Kulturen standen also zugleich mit den Mutterpflanzen in einem Glashause, das nicht gespritzt wurde und in welchem in den glühenden Augusttagen des heißen Sommers 1911 eine wahre Backofenhitze herrschte. Die Schale mit den Stecklingen wurde mehrmals am Tage gegossen. So mag es wohl gekommen sein, daß in dem stets angefeuchteten Sande die Bedingungen zur Wurzelbildung günstig waren, während andererseits die Blattspreiten in einer außerordentlich trockenen Atmosphäre sich befanden, welche dem Gedeihen der zarten Sprosse nicht dienlich war, und welche

auf die Entwicklung der Knospen etwa derart hemmend einwirkte, als ob sie durch einen Gipsverband abgeschlossen seien. Infolgedessen konnten die Wurzeln an der Basis des Blattstiels sehr gut sich entwickeln, aber die am Blattrande sitzenden Sprosse blieben zunächst nur kurz. Als dann Mitte September das Haus sich nachts zu sehr abkühlte, stellte ich die Blattstecklinge von Bryophyllum in ein Warmhaus und bedeckte die Schale noch mit einer Glasglocke. Unter diesen günstigen Bedingungen entwickelten sich dann auch die blattrandbürtigen Sprosse weiter und erzeugten an ihrer Basis Wurzeln. Daß es aber die Trockenheit der Luft war, welche hemmend auf die Entwicklung der latenten Blattknospen eingewirkt hatte, ersah ich aus einer zweiten Serie von Blattstecklingen, die ich von denselben Bryophyllum pflanzen genommen hatte und die mit der ersten Serie gleichzeitig in derselben Schale kultiviert wurden. Von diesen Blättern wurde der Blattstiel entfernt, so daß sie mit der Ansatzstelle der Blattspreite in den Sand kamen. Es trat hier vor dem Mittelnerv wohl ein kleines Callusgewebe auf, aber Wurzeln bildeten sich nicht, dagegen trieben die blattrandbürtigen Sproßanlagen wie an gewöhnlichen Blattstecklingen von Bryophyllum aus. Sie standen ja unter dem Einfluß der vom Sande ausgehenden Feuchtigkeit, da sie dem Boden viel näher, also noch nicht dem das Wachstum hemmenden Einfluß der trockenen Luft ausgesetzt waren.

Kapitel 17.

Was läßt sich nun allgemein über das **Wesen der Blattstecklinge?** sagen? Nicht nur eine größere Anzahl Kulturpflanzen, auch manche „wilde" Formen in der freien Natur können ihre abgefallenen Blätter in den Dienst der vegetativen Vermehrung stellen, indem jene nicht zugrunde gehen, sondern Wurzeln und auch Sprosse regenerieren und somit zur Erhaltung der Art beitragen können. Soll man deshalb die Regenerationserscheinungen als eine durch „Naturzüchtung" erworbene Anpassung ansehen, die als vorteilhaft im Kampf ums Dasein erworben wurde?

Wenn auch diese Regenerationsvorgänge an Blättern unter Umständen zur Erhaltung der Art beitragen, so lehrt uns doch eine Anzahl anderer Erscheinungen, daß wir diese Regenerationsvorgänge nicht vom Zweckmäßigkeitsstandpunkt aus betrachten dürfen. Für den sorgfältig kultivierenden Gärtner mag diese Fähigkeit mancher isolierten Blätter sicher von praktischem Wert und vorteilhaft sein: sah doch Lindemuth (1903. p. 480) eine große praktische Bedeutung in der Blattstecklingsmethode, da nach seiner Ansicht aus Blattstecklingen lebensfähigere, kräftigere Pflanzen[1]) erzielt werden könnten als aus gewöhnlichen Sproßstecklingen, eine Erwartung, die sich freilich nicht bestätigt hat. Aber in der freien Natur, im Kampf ums Dasein, wird es den abgefallenen Blättern der meisten dazu befähigten Arten nicht möglich sein, ihre Regenerationsfähigkeit in den Dienst der Arterhaltung zu stellen, da jene wohl fast stets im Wettbewerb mit besser ausgerüsteten Pflanzen unterliegen werden (vgl. Goebel. 1905 a, p. 410). Auch Winkler (1908. p. 19) fand, daß Torenia asiatica von der Fähigkeit, sich durch blattbürtige Adventivsprosse vegetativ zu vermehren, an ihrem natürlichen Standorte in Java niemals Gebrauch macht, während ihre Blätter in unseren Kulturhäusern sehr leicht zur Regeneration zu bringen sind. — Beweisender noch gegen

[1]) Němec (1911. p. 31 im Sonderdr.) behauptet dasselbe von Streptocarpus-Pflanzen, die er aus Blattstecklingen gewonnen hatte.

eine teleologische Betrachtungsweise ist die Erscheinung der sog. „unvollständigen Regeneration". Es gibt eine Anzahl Pflanzen, deren Blätter wohl an ihrer Basis zahlreiche Wurzeln bilden und eine ganze Anzahl von Jahren[1]) am Leben bleiben, ohne jemals zur Sproßbildung zu gelangen. Die Fähigkeit aber der bloßen Wurzelregeneration am Blatt ist für die Erhaltung der Art belanglos.

Vielmehr müssen wir die Fähigkeiten gewisser Blätter, Wurzeln und Sprosse zu regenerieren, nicht als durch natürliche Zuchtwahl erworben ansehen, sondern jene sind in der Organisation der betreffenden Art begründet. „Das schließt — wie Goebel (1905 a, p. 410) bemerkt — nicht aus, daß sie unter Umständen von Vorteil sind, wie denn z. B. die leicht sich ablösenden und an der Basis Sprosse erzeugenden Blätter von Sedum Stahlii oder die Teilblättchen von Zamioculcas ein ausgiebiges vegetatives Vermehrungsmittel darstellen."

Weshalb freilich die Gewebe mancher Blätter so organisiert sind, daß sie junge Pflanzen zu regenerieren vermögen, entzieht sich unserer Einsicht. Jedoch ist festgestellt, daß lederartige, dickfleischige, wasser- und baustoffreiche „sukkulente" Blätter in größerem Umfange regenerationsfähig sind, als die Blätter von zartblättrigen Pflanzen, wenn auch diese nicht ausnahmslos (z. B. Urtica!) des Regenerationsvermögens ermangeln. Aber es ist nicht zu verwundern, daß gerade jene sich durch Sukkulenz[2]) auszeichnenden Blätter zur Regeneration besser befähigt sind. Dank seines Wasserreichtums kann das isolierte sukkulente oder durch eine starke Kutikula geschützte lederartige Blatt weiter assimilieren und (wurzelbildende!) Baustoffe ablagern, so daß der Wassergehalt des Gewebes auch indirekt der Wurzelbildung förderlich ist (vgl. p. 11 u. 30, sowie Goebel, 1905 a, p. 391), während das dünne Blatt dem Verdorren viel leichter preisgegeben ist. Die sukkulenten Blätter aber sind nicht nur widerstandsfähiger und daher lebensfähiger als dünne Blätter, sondern ihre Gewebe sind auch nicht so sehr differenziert wie die der Blätter mit dünnen Blattspreiten. Wenn jene für gewöhnlich auch keine eigentlichen meristematischen Komplexe mehr aufweisen, so enthalten die sukkulenten Blätter doch vielfach noch in großer Menge Zellgruppen, die man mit Goebel (1905 a, p. 389) als „embryonale Stellen zweiter und dritter Ordnung" bezeichnen kann. Diese haben zwar nicht mehr einen so meristematischen Charakter wie z. B. die Gewebe der Vegetationspunkte, aber sie vermögen doch schnell bei Verletzungen durch Neubildungen zu reagieren. Und ein solches Gewebe ist der Pericykel[3]) im Stengel, sind die Sonderpericykel (Gefäßbündelscheiden) im Blatt. Am isolierten Blatt, dessen wurzel- und sproßbildende Baustoffe[4]) nicht mehr zu den betreffenden Verbrauchsstellen —.den Stengel- und Wurzelvegetationspunkten — strömen können, verbleiben die Baustoffe nunmehr im Blattgewebe und können, da jetzt überschüssig[5]), zur Regeneration von

[1]) Bewurzelte Blätter von Hoya carnosa wurden 7 Jahre lang am Leben beobachtet, ohne daß sie Sprosse regeneriert hätten (de Vries 1891. p. 70 zitiert Carrière). Dagegen konnte ich an 5 von 70 gesteckten Hoya-Blättern Sproßbildung erzielen. Ich hatte junge und alte Blätter verwandt, stets aber sorgfältig die Achselknospe entfernt.

[2]) Vgl. Regel (1876. p. 482; Küster 1903 a, p. 323).

[3]) Vgl. hierzu auch Beijerinck 1887. p. 124.

[4]) Die Regenerationsfähigkeit an gesteckten Blättern erfolgt gewöhnlich an der Blattbasis, da in den Blättern wurzel- und sproßbildende Baustoffe normal in basipetaler Richtung wandern (Goebel 1905 a, p. 409 u. a. O.).

[5]) Vgl. Goebel 1905 a, p. 390.

Wurzeln und eventuell von Sprossen Veranlassung geben, soweit die embryonalen Gewebe höherer Ordnung überhaupt dazu fähig sind. So können oder müssen die in der Struktur der Art liegenden Entwicklungsmöglichkeiten unter bestimmten Bedingungen verwirklicht werden; und nur von diesem, nicht vom teleologischen Standpunkte, der die Regenerationserscheinungen als „zweckmäßig wirkende Ergänzungen eines gestörten oder verletzten Ganzen" auffaßt, müssen wir die Regenerationsvorgänge betrachten (vgl. Klebs. 1904. p. 611, sowie 1903. p. 13—14). — Es wäre ja auch geradezu töricht, anzunehmen, daß z. B. die Sansevieria pflanze in den Gefäßbündelscheiden der Blätter embryonale Zellen aufgespart habe, damit diese am abgebrochenen Blatt neue Pflanzen regenerieren könnten; oder daß z. B. an den unteren Internodienpartien von Tradescantia fluminensis die Gefäßbündelscheiden ihren embryonalen Zustand nur bewahrt hätten, um am abgebrochenen Sproß Wurzeln regenerieren zu können und diesen am Leben zu erhalten. Wie ich bereits auf p. 28/29 hinwies, sind hierzu die in allen Stengelknoten schlummernden Wurzelanlagen vollkommen ausreichend und würden im normalen Verlaufe die Ausbildung internodialer Adventivwurzeln sogar verhindern.

Wenn Lindinger (1908. p. 378) abschließend bemerkt: „Zur Stecklingsvermehrung können die Haupt- und Seitentriebe . . . aller krautigen großen Formen . . . benützt werden", so ist das nach meinen Ergebnissen zu viel behauptet. Selbst wenn ich von Lilien und Kaiserkronen absehe, deren Stengel ja als „vegetativ gewordene Blütenstände" angesehen werden können, so konnte ich Wurzelbildung an oberirdischen Sproßachsen selbst (z. B. an Maisstengeln) nie hervorrufen, falls nicht bereits latente Wurzeln angelegt waren. Eine Ausnahme hiervon bilden nur die Commelinaceen, wie Tradescantia virginica, Heterachia u. a. — Nach Lindingers Angaben können ferner „fast alle diejenigen Formen, welche oberirdische, ausdauernde, verzweigte Sprosse treiben, durch Stecklinge vermehrt werden", indem die Stecklinge zwar nicht direkt wurzeln, sondern „sie treiben aus einer Blattachse einen Sproß, deren Basis Wurzeln bildet". Wie ich im zweiten Punkt meiner Arbeit dargetan, gelang es mir doch an einer recht großen Anzahl von oberirdischen Sproßachsen der Monokotylen nicht, die austreibenden Seitenknospen zur Bewurzlung zu bringen; so verhielten sich z. B. viele Gräser (Bambusa, Arundo u. a.), Asparagus (mit Ausnahme einer Spezies), Ruscus, Smilax u. a. Indessen wäre es möglich, daß diese negativen Ergebnisse durch die Art der Versuchsanstellung hervorgerufen wurden. Es ist jedenfalls nicht einzusehen, weshalb nicht das Meristem des Vegetationspunktes in der Knospe, dessen Zellen zweifellos alle noch äquipotentiell sind, nicht auch Wurzeln hätten regenerieren können (vgl. Schlußabschnitt).

B. Pfropfung.

Kapitel 18.

Historisches.

Lassen sich die Monokotylen aufeinanderpfropfen? Es soll hier nur die Möglichkeit erörtert werden, auch wenn dabei zunächst für die Praxis keine nennenswerten positiven Resultate herauskommen. Denn in der Praxis hat bisher noch nie eine gepfropfte Monokotyle mit wirklichem Erfolg ihr Wachstum ungestört fortgesetzt; das Kontingent aller gepfropften

Pflanzen wird von den Dikotylen[1]), sowie von den Koniferen gestellt, also von Pflanzen, die über ein Kambium verfügen. Ist nun das Gelingen des Pfropfens allein an das Vorhandensein eines Cambiums gebunden?[2]) Daniel (1900) hat diese Frage in einer längeren Abhandlung „Über die Bedingungen zum Gelingen des Pfropfens" zu beantworten gesucht.

Die Kunst des Pfropfens wird schon seit den ältesten Zeiten ausgeübt. Zweifelsohne waren bereits die alten kleinasiatischen Kulturvölker mit dieser Methode vertraut. Von ihnen lernten dies Verfahren die Griechen, und Aristoteles wußte bereits, daß zum Gelingen der Aufeinanderpfropfung „ähnliche Pflanzen" gehörten. Syrische Sklaven mögen dann das Pfropfen nach Italien verpflanzt haben. Jedenfalls waren die Römer schon mit mehreren Methoden vertraut, so daß sich Plinius d. Ä. zu der etwas kühnen Behauptung versteigen konnte, daß die Menschen „in der Veredlung der Bäume schon längst das Höchste erreicht hätten" (nach Reinhardt 1911. p. 87). Wie alles Wissen, so gingen auch die Kenntnisse über das Pfropfen im Mittelalter sehr zurück. Man glaubte, daß man zwei beliebige Pflanzen durch Pfropfen miteinander vereinigen könne. Mit dieser irrigen Anschauung — die in Laienkreisen übrigens jetzt noch immer ihr Dasein fristet — räumte erst Duhamel i. J. 1758 auf und Adanson führte den Begriff der „Botanischen Verwandtschaft" ein, d. h., daß nur Pflanzen innerhalb derselben Familie sich aufeinander pfropfen lassen. Dies präzisierte de Candolle noch, indem er feststellte, daß das Pfropfen bei Pflanzen ohne Kambium erfolglos sei (toute plante, dépourvue de couche génératrice interne est rebelle à la greffe). Daraus ging hervor, daß es nicht gelingen könnte, Monokotylen erfolgreich aufeinander zu pfropfen. Zwar war schon den alten Hellenen ein Verfahren bekannt, das man als eine Art Pfropfmethode ansehen könnte, um Stecklinge schnell zur Bewurzlung zu bringen. Man pfropfte einen Steckling auf ein Samenkorn, indem man dieses in die basale Schnittfläche des Stecklings einpreßte; so glaubte man, daß die austreibenden Wurzeln des Keimlings die Stecklingspflanze mit Nährwasser versorgen würden. Diese von Theophrast als *ἐπισπείρειν* bezeichnete Methode erhielt sich wunderbar durch das ganze abergläubische Mittelalter hindurch und wird auch noch jetzt von manchen „Naturfreunden" gern angewandt. Ich selbst habe in verschiedenen Gegenden unseres Vaterlandes beobachtet, wie man ein Gerstenkorn in die Schnittwunde eines fleischigen Pelargoniumstecklings steckte und nun den angeblich zur schnelleren Wurzelbildung so vorbereiteten Pfropfling pflanzte. — Natürlich tritt niemals eine Verbindung zwischen den Geweben beider Individuen ein.

Nicht ganz so phantastisch ist ein von Isidoro Calderini (1846. p. 131) erwähntes Verfahren, Gräser aufeinander zu pfropfen. Dieser Mailänder Gelehrte teilt mit, daß ihm alle gewöhnlichen Methoden beim Pfropfen von Gräsern im Stich gelassen hätten; aber er will frappante Resultate erhalten haben, als er eine eigene Methode anwandte: Er zog die Halme jüngerer Graspflanzen vorsichtig aus den Blattscheiden. Der Stengel war unmittelbar über einem Knoten an der interkalaren Streckungszone abgerissen. Dieses abgerissene Halmstück steckte er in die Blattscheide eines anderen

[1]) Vgl. hierzu Lindemuth, Gartenflora 1900. p. 237.

[2]) Bekanntlich lassen sich auch Rüben sehr leicht pfropfen, obwohl sie eines echten Cambiums ermangeln; es sei nur auf die zahlreichen Versuche Vöchtings (1892, z. B. p. 37) verwiesen. Sogar Hutpilze lassen sich erfolgreich sowohl auto-, wie auch heteroplastisch transplantieren (vgl. hierzu J. Weir, 1911. p. 305—312).

Halmes derselben Art, der genau so behandelt war. Mehr als die Hälfte der so ausgeführten Pfropfungen soll angewachsen sein, indem unter dem Schutze der eng anschließenden Blattscheide die interkalare Zone der Pfropfreisbasis mit dem ihr benachbarten Knotengewebe der Unterlage verwuchs (p. 132). Es war nur zu beachten, daß der Pfropfhalm genau in die Blattscheide der Unterlage paßte, und daß diese dicht an den Halm anschloß. Solche Versuche will Calderini bei einer Anzahl Grasarten erfolgreich angestellt haben. Bei Pfropfungen von Hirse (Millet = Milium) auf Panicum und umgekehrt wuchsen angeblich fast alle Pfropfungen. Derartige Pfropfungen von Reishalmen (Oryza) auf die viel robusteren Unterlagen von Panicum Crus-Galli wuchsen zwar nur in geringer Zahl, aber die aufgepfropften Reishalme waren angeblich kräftiger geworden und hatten größere Ähren mit viel mehr Körnern hervorgebracht als die gewöhnlichen Reispflanzen. Das Merkwürdigste aber ist, daß nun die von den gepfropften Reispflanzen geernteten Samen Individuen hervorgebracht haben sollen, welche die Merkmale der Panicum-Unterlage in bezug auf robusten Wuchs, Widerstandsfähigkeit und Genügsamkeit angeblich angenommen hatten. Sie übertrafen ebenso auch im Ertrag die gleichzeitig auf demselben Beete kultivierten Reispflanzen von normaler Saat; sowohl hinsichtlich der Größe der Pflanzen wie hinsichtlich des Ertrages verhielten sich die Nachkommen der gepfropften Pflanzen zu den Reispflanzen von normaler Saat wie 3 zu 2.

Trotz dieser frappanten und für die Praxis viel versprechenden Erfolge hat man nichts weiter von diesen Pfropfversuchen an Gräsern gehört; sie sind wohl in das Reich der Fabel zu verweisen. Eine diesbezügliche, von Daniel (1899. p. 655) zitierte Angabe Ysabeaus (Paris, ohne Datum) fußt wohl auf die obengenannte Mitteilung Calderinis.

Erfolg versprechend waren dagegen Pfropfversuche an Monokotylen, die ein kambiales Gewebe aufwiesen. Und Gaudichaud (1841. p. 47 cr.) berichtet auch, daß es Du Petit-Thouars gelungen sei, eine Dracaena auf eine andere Dracaena zu pfropfen. Pfropfversuche an Dracaena-[1]) und Yucca-Arten, die auf Veranlassung de Candolles gemacht wurden, blieben zwar ein Jahr lang am Leben, starben dann aber ohne ersichtlichen Grund und ohne ausgetrieben zu haben.

Auch Kerner von Marilaun stellte im Innsbrucker Garten i. J. 1876/77 Pfropfversuche an Monokotylen an, um Beobachtungen über den Einfluß von der Unterlage auf das Pfropfreis zu machen. Er pfropfte Rhizome von Iris Kochii auf solche von Iris Florentina, und umgekehrt. „Die Versuche waren von bestem Erfolge begleitet", doch Triebe und Blüten des Pfropfreises zeigten keinen Einfluß vonseiten der Unterlagen (s. Pflanzenleben. Bd. 2. p. 561). — Aus demselben Grunde hatte auch Vöchting (1892. p. 93) auf Sprosse der grünen Tradescantia Sellowi Triebe von Tradescantia zebrina und T. quadricolor gesetzt und umgekehrt. „Die Reiser erreichten beträchtliche Länge"[2]), doch konnte nie eine Farbenübertragung von einem Teile auf den anderen beobachtet werden.

[1]) Die Gebrüder Baumann in Bollwyller, geschickte Gärtner, hatten Pfropfreiser von Dracaena ferrea L. auf Dracaena terminalis L. gebracht (s. de Candolle, Bd. II., 1832. p. 785; in Übers. II., 1835. p. 503).

[2]) Auch Kabus (1912. p. 40 u. 50) will Tradescantia mit Erfolg gepfropft haben, doch bringt er weder stichhaltige Beweise, noch ausführliche Darlegung. Zudem war die Zeit der Beobachtung viel zu kurz (20 Tage).

Zuletzt hat sich Daniel speziell mit der Möglichkeit der Pfropfung von Monokotylen beschäftigt[1]). Er ging davon aus, daß die beiden Ränder eines ziemlich tiefen, longitudinalen Schnittes an dem Schaft z. B. von Lilium, Funkia, Canna, Laelia nach ihrer Vereinigung wieder verwachsen (1899. p. 655). Dagegen von vornherein unmöglich war jede Pfropfmethode bei solchen Monokotylen, deren Wunde nicht durch neugebildete Parenchymzellen vernarbt, sondern eintrocknet (wie z. B. bei Ruscus, Bambusa, Zea).

Gewisse Erfolge hatte Daniel schon durch die Pfropfmethode „par rapprochement“[2]); es wurden hierzu zwei Individuen nebeneinander gepflanzt, von denen jedes seinen eigenen Assimilations- und Absorptionsapparat behielt. Dann wurden die Stengel beider innig miteinander verbunden, nachdem vorher jeder an der Berührungsstelle angeschnitten worden war. Auf diese Weise trat eine gewisse Zusammenwachsung ein, so z. B. bei Caladium-Arten, bei Globba und Philodendron (1900. p. 407). Aber die regenerierten Gewebe an der Verbindungsstelle blieben rein parenchymatisch; sie differenzierten sich also nicht, vor allem traten keine Gefäßbündelverbindungen zwischen beiden Symbionten auf. Daniel versuchte es auch mit der Spaltpfropfung. Er benutzte hierzu Caladium, sowie Lilium candidum, Gladiolus, Funkia u. a. Es zeigte sich Verwachsung vermittelst parenchymatischen Gewebes, aber Leitungsbahnen differenzierten sich hierin nicht; die gepfropften Pflanzen hielten sich 6 Wochen frisch und gingen dann zugrunde (1899. p. 451; 1900. p. 655).

Bessere Erfolge hatte Daniel, als er zur Methode der „gemischten Pfropfung“ [Greffe-Mixte[3])] überging. Die Knoten des Pfropfreises enthielten Luftwurzeln, der Unterlage waren noch Assimilationsorgane gelassen worden. Daniel erprobte mehrere Methoden: Spaltpfropfung, Absäugeln (greffe en approche) und Kopulation (greffe anglaise simple). Letztere eignete sich am besten, weil dabei die Ausdehnung der schrägen Berührungsflächen beider Symbionten am größten war. Daniel operierte stets mit derselben Pflanzenart (Homöoplastik). Er schnitt den Stengel von Vanilla und Philodendron unter dem Vegetationspunkt sehr schräg ab und preßte das entsprechend zugeschnittene Pfropfreis derselben Art darauf. Beide Symbionten verwuchsen angeblich vollständig (1899. p. 656). Die Internodien streckten sich, mehrere neue Blätter wurden entwickelt; auch wurden mehrere Luftwurzeln gebildet. Nach einem Jahre waren angeblich diese Pflanzen ebenso kräftig, wie die nichtgepfropften Kontrollpflanzen (1900. p. 452). Ob sich aber Leitungsbahnen in der Verwachsungszone der Symbionten ausdifferenziert hatten, verschweigt der Autor. An diesen beiden Beispielen aber von Vanilla und Philodendron glaubt nun Daniel nachgewiesen zu haben, daß Pfropfung von Monokotylen ohne kambiale Zone nicht mehr als unmöglich angesehen

[1]) Referat hierüber s. z. B. Gartenflora 1900. p. 212.

[2]) Daniels „greffe par rapprochement“ ist nicht mit „Absäugeln“ identisch, da jeder Symbiont seinen Assimilations- und Absorptionsapparat behält. Wie Strasburger in einer Abhandlung „über Plasmaverbindungen“ (1901. p. 596) mit Recht bemerkt, ist es nur eine mechanische Verbindung, ohne daß ein Austausch zwischen beiden vereinigten Pflanzen stattfindet. Auf diese Weise hat man übrigens im Mittelalter die Vertreter weit auseinander stehender Familien „erfolgreich“ aufeinander „gepfropft“.

[3]) Beschrieben von Daniel 1897.

werden darf. — Indes durch die Möglichkeit der Luftwurzelbildung am Pfropfreis war nach Aufhebung des in der Erde befindlichen Absorptionsapparates am Pfropfreis selbst ein solcher erzeugt worden, ebenso wie ja die Unterlage nicht ganz des Assimilationsapparates entbehrte.

Durch dieses „gemischte Pfropfen" blieben beide Symbionten normal gesund. Daniel bemerkt, daß der Mißerfolg bei den Pfropfungen von Monokotylen, die fähig sind, ihr Gewebe zu regenerieren, herrührt von ungenügender Gefäßbündelverbindung, und daß eine Pfropfung ermöglicht wird, wenn ein ergänzender Absorptionsapparat die Ausschaltung der Erdwurzeln an der Unterlage ersetzt (1900. p. 452).

Die Danielschen Versuche an nur zwei Arten konnten mich nicht überzeugen, daß ihm die Pfropfung von Monokotylen gelungen sei. In dem Umstande, daß sich im Verlauf eines ganzen Jahres nur wenige Blätter, und in einem Falle auch eine Luftwurzel gebildet hatte, konnte ich durchaus keinen Beweis für das Gelingen der Pfropfung dieser Monokotylen erblicken. Dazu gehört in erster Linie eine glatte Verbindung der Leitungsbahnen beider Symbionten im Callusgewebe der Verwachsungszone, und gerade diesen Punkt hat Daniel vollkommen übergangen[1]).

Kapitel 19.

Eigene Pfropfversuche.

Herr Geheimrat von Goebel empfahl mir, meinerseits umfangreiche Pfropfversuche an den verschiedensten Monokotylen anzustellen. Ich machte vor allem Pfropfungen von Monokotylen mit sekundärem Dickenwachstum, also von den Liliifloren, die über eine kambiale Meristemzone in ihrem Stamminnern verfügen. Hierzu bediente ich mich verschiedener Arten der Gattungen Dracaena, Cordyline und Aloë. Entweder waren Pfropfreis und Unterlage von der gleichen Art („Homöoplastik"), oder sie stammten von verschiedenen Arten innerhalb derselben Gattung (Heteroplastik). Oft auch köpfte ich eine zur Unterlage bestimmte Pflanze und transplantierte das abgetrennte Kopfstück wieder darauf (Autoplastik). — Erfolg versprachen aus schon angeführtem Grunde nur die Pflanzen, deren Parenchym bei Verwundung nicht abtrocknet, sondern callöse Zellbildungen hervorbringt. Ich verwandte also in erster Linie Pflanzen, deren Parenchym sich bei meinen Stecklingsversuchen als regenerationsfähig erwiesen hatte. Dazu waren also nächst den ein Kambium aufweisenden Liliifloren manche dickfleischigen Stengel und Rhizome geeignet. In einem Falle (Sansevieria) pfropfte ich auch Blätter.

Von Pfropfmethoden versuchte ich es mit einer ganzen Anzahl. Ihre Handhabung war mir infolge zahlreicher Pfropfversuche an Obstbäumen in meinem väterlichen Garten durchaus nicht mehr fremd. Die sonst gebräuchlichste Art der Pfropfung hinter die Rinde war freilich aus selbstverständlichen Gründen bei den Monokotylen nicht anwendbar. Sonst aber lieferten alle anderen Methoden kaum wesentlich unterschiedliche Resultate. Wenn Unterlage und Pfropfreis durch callöses Parenchymgewebe überhaupt verwachsen konnten, war es gleich, ob ich die Pfropfung durch Absäugeln oder Geißfußpfropfung oder Kopulation oder Spaltpfropfung vornahm. Die letztere wurde, weil am einfachsten, am häufigsten von mir ausgeführt.

[1]) Nach Abschluß dieser Untersuchungen erschien eine Arbeit von B. Kabus (1912. p. 1 ff.), in der über angeblich gelungene Pfropfungen von Monokotylen Mitteilung gemacht wird.

Ganz erfolglos blieb nur die Methode nach dem Calderinischen Verfahren. Nach der Pfropfung wurde die Wunde mit Bast verbunden und in den meisten Fällen durch warm- oder kaltflüssiges Baumwachs noch verstrichen, um Eindringen von Spritzwasser zu verhindern. Die Pfropfreiser wurden eines großen Teils ihrer Blätter beraubt, um die Transpiration herabzusetzen. Dann wurden die Pflanzen in verschiedenen Häusern mehr oder weniger feuchtwarm kultiviert. Die Blattkrone wurde häufig gespritzt. — Die Versuche stellte ich Anfang März 1910 an, als die Gewächshauspflanzen in volle Vegetation eintraten. Anfang Mai wurden die Verbände zumeist gelöst. Die Pfropfungen wurden von mir in den Gewächshäusern des Münchener Botanischen Gartens ausgeführt, an Pflanzen des dortigen Gartens. Ich möchte nicht verfehlen, an dieser Stelle Herrn Geheimrat von Goebel zu danken für das reiche, kostbare Pflanzenmaterial, das er mir für diese Versuche zur Verfügung stellte. Einige vielversprechende Versuche (an Campelia) wurden von mir im Mai, und nochmals im September des folgenden Jahres wiederholt; ich stellte diese an im Versuchshause des Botanischen Instituts der Königl. landw. Akademie zu Bonn. Herrn Professor Dr. M. Koernicke danke ich hiermit für den mir gütigst hierzu zur Verfügung gestellten Platz.

Folgende Pfropfungen führte ich aus:

1. Dracaena arborea auf Dr. Draco,
2. „ fragrans auf Dr. Draco, und auf sich selbst,
3. „ „ auf Dr. gracilis,
4. „ arborea auf Dr. gracilis,
5. „ Draco auf Dr. fragrans,
6. Cordyline Haageana auf Dr. fragrans,
7. Dracaena gracilis auf Dr. fragrans; diese letztgenannte Spaltpfropfung hielt sich 10 Wochen frisch und bewahrte die oberen Blätter; dann starben beide Lappen am apikalen Ende der Unterlage ab und vernichteten auch das Pfropfreis.
8. Cordyline rubra auf C. Haageana: Die Spaltpfropfung stand im wärmeren Palmenhaus; sie war noch nach 10 Wochen gesund und hatte ein neues Blatt, sowie Seitenknospen ausgetrieben; später aber starb sie ab.
9. Dracaena gracilis auf sich selbst,
10. „ godseffiana auf sich selbst,
11. „ Sanderiana auf Dr. godseffiana,
12. Aloë plicatilis auf Aloë plicatilis,
13. „ arborescens auf Aloë arborescens,
14. „ „ auf Aloë plicatilis (starb bald ab).

Die Pfropfmethode obengenannter Pflanzen war Kopulation oder Pfropfung in den Spalt. Es wurde beachtet, daß die Schnittfläche sehr lang geführt war, unweit des Vegetationspunktes, und daß vor allem alle korrespondierenden Gewebearten ganz genau aufeinander paßten. — Ein Teil der Dracaenapfropfungen ging früh durch Fäulnis des parenchymatischen Gewebes zugrunde, da die Zellen der Pfropfreiser noch zu wenig differenziert waren. Bei den anderen Pfropfreisern wurden allmählich gleichfalls alle Blätter abgestoßen, ohne daß Zuwachs eintrat. Der Pfropfreisstumpf hielt sich bisweilen noch mehrere Monate frisch, dann starb auch er ab. Wundgewebe konnte ich in den meisten Fällen nicht feststellen. Auch Wurzeln traten am Dracaena-Pfropfreis nicht hervor. Die Pfropfungen von den Aloë-

pflanzen hielten sich viel länger am Leben. Die dickfleischigen Blätter, besonders von Aloë plicatilis, fielen nicht ab; jedoch war der Zuwachs nur ganz gering. Als ich die gepfropfte Aloë plicatilis-Pflanze 1½ Jahr nach der Pfropfung gelegentlich eines Besuches in München wiedersah, war das Pfropfreis noch immer am Leben, war aber von dem ungepfropften benachbarten Zweig im Wachstum weit überflügelt worden. Ein Callusgewebe hatte sich anscheinend gebildet. Nach dem kümmerlichen Vegetieren und nach analogen Verhältnissen zu schließen, dürften in dieser Verwachsungszone jedoch keine Gefäßbündelverbindungen eingetreten sein. Nicht so lange hatten sich die Pfropfreiser von Aloë arborescens am Leben erhalten. Sie hatten an ihrer Basis aus der Rinde mehrere Wurzeln in verschiedener Höhe am Stengel getrieben, die auch z. T. in den Spalt eindrangen, soweit absterbendes Gewebe vorhanden war, ohne natürlich mit dem lebenden Stengelgewebe zu verschmelzen. Auch Aloë plicatilis trieb einige Wurzeln an der Pfropfreisbasis, wie ich bereits p. 12 näher auseinandergesetzt habe.

15. Eingedenk des ausgiebigen Regenerationsvermögens an gesteckten Blättern von Sansevieria zeylanica, pfropfte ich auch verschiedene Blätter dieser Art an ihrer jüngsten, basalen Partie. Doch sehr bald wurden alle diese Versuche durch Fäulnis des weichen Parenchymgewebes zerstört.

16. u. 17. Von Gramineen pfropfte ich Mais und Zuckerrohr in den Spalt; ein großer Teil der Blätter des Pfropfhalmes wurde entfernt, um die Transpiration herabzusetzen. Ich benutzte auch hier die noch jüngeren Stengelpartien. Die auf Maisunterlage gepfropften Maishalme faulten sehr schnell; das Parenchym war ja auch nicht regenerationsfähig. Die Saccharumhalme auf Saccharumunterlage hielten sich länger am Leben; hier blieb der Stengel lange grün, nachdem die Blätter frühzeitig eingetrocknet waren. Die letzten Pfropfungen hiervon gingen nach 8 Wochen zugrunde, da der apikale Teil der Unterlage abstarb.

Das von Calderini empfohlene Verfahren versuchte ich gleichfalls anzuwenden. Es ging nicht ohne Schwierigkeiten ab; denn nach Herausziehen des oberen Halmstückes war die Spannung der Blattscheide aufgehoben, und infolge deren Kontraktilität hatte sich die von ihr gebildete Röhre sehr verengt, so daß es zunächst unmöglich war, den eben herausgezogenen Halm wieder hinein zu befördern, ohne das zarte Gewebe an der untersten Internodienbasis zu beschädigen. Um überhaupt die Möglichkeit dieser Methode festzustellen, zog ich Halme von Saccharum, von Panicum plicatum, sowie von Hordeum und Avena nach dem Abreißen dicht über dem Knoten nur einige Zentimeter empor und schob sie dann vorsichtig wieder in die ursprüngliche Lage zurück, sodaß die getrennten Gewebe sich nunmehr wieder berührten. Zur Herabsetzung der Transpiration hatte ich das Blattwerk beschnitten. Aber niemals zeigte der so gepfropfte Halm auch nur die geringste Neigung zum Anwachsen; alle Versuche waren nach einigen Tagen vertrocknet!

Dann wurde eine Anzahl Araceen zu meinen Pfropfversuchen herangezogen. Gleichartige (homöoplastische) Pfropfungen hielten sich mehr oder weniger lange am Leben; pfropfte ich aber verschiedene Arten oder Gattungen untereinander, so starb das Reis sofort ab[1]). Ob dabei die Verschiedenartigkeit des Milchsaftes vieler dieser Vertreter mit eine Rolle ge-

[1]) Auch Kabus (1912. p. 40) beobachtete eine Verzögerung des Verwachsens bei heteroplastischer Transplantation.

spielt hat, vermag ich nicht zu entscheiden. Die verschiedenen Pfropfmethoden zeigten hier im wesentlichen die gleichen Resultate. Reiser von

18. Aglaonema simplex pfropfte ich auf Agl. simplex-Unterlage in den Spalt, sowie mittels Geißfuß (Triangulation), ferner durch Anplatten (Anschäften), durch seitliches Keilpfropfen und durch Kopulation. In allen Fällen trat Verwachsung der beiden Symbionten ein. Mikroskopische Prüfung ergab, daß auch nach geraumer Zeit nur wenige Schichten Parenchymzellen gebildet waren und zwar von beiden Symbionten. Gefäßbündel waren in der Verwachsungszone nirgends aufzufinden. Deshalb wurden auch nach Entfernung des Verbandes die Blätter des Pfropfreises allmählich abgeworfen. Ein großer Teil dieser nunmehr blattlosen Pfropfreiser war noch nach 6 Monaten frisch, ohne freilich weiter gewachsen zu sein; sie trieben auch nicht aus, als sie in den Schwitzkasten ausgepflanzt wurden.

19. Dieffenbachia picta, auf dieselbe Art gepfropft, hielt sich mehrere Monate frisch, ohne zu treiben. Die Blätter wurden bald abgeworfen.

20. Dieffenbachia picta auf Aglaonema simplex: faulte bald.

21. Aglaonema tricolor auf Dieffenbachia picta: faulte bald.

22. Aglaonema tricolor auf Aglaonema simplex: faulte bald.

23. Umgekehrt wie 22: faulte bald.

24. u. 25. Schismatoglottis rupestris auf Aglaonema simplex, und umgekehrt: starb bald.

26. Pothos celatocaulis wurde auf sich selbst gepfropft. Die Reiser stammten von kühler stehenden Pflanzen, waren also nicht zu „weich". Die meisten Pfropfreiser auf Seitensprossen starben bald ab, indem sie nach kurzer Zeit schwarz wurden. Eine Spaltpfropfung auf einen sehr kräftig gewachsenen Kopftrieb, dessen Gewebe schon weiter ausgebildet war, hielt sich lange frisch; die Pflanze stand im feuchtwarmen Nepentheshause. Schließlich ging auch diese Pfropfung nach 3 Monaten ein, ohne wesentlich weitergewachsen zu sein.

27. Reiser von Pothos argyreus auf P. celatocaulis gingen bald zugrunde.

28. Bereits früher hatte ich versucht, Zwiebelgewächse miteinander zu pfropfen, indem ich die ruhende Zwiebel durch mediane Längsschnitte halbierte und dann je 2 passende, korrespondierende Hälften von Zwiebeln mit verschiedener Blütenfarbe innig zusammenbrachte. Ich bediente mich der Zwiebeln von Hyacinthus orientalis, von Narcissus poëticus und der Knollen von Crocus. Trotz enger Berührung der Zwiebelhälften und Verschmierens der Wände mit Baumwachs oder Gips erhielt ich niemals eine innige Verwachsung; im günstigsten Falle war es nur eine Verklebung der Gewebe. Dies Verfahren, mit dem man Pfropfbastarde mit veränderter Blütenfarbe erzielen wollte, ist indes nicht neu; bereits im Jahre 1768 soll es mit Erfolg ausgeführt worden sein (in „Des Jacinthes", Amsterdam 1768. p. 124; zitiert nach Figdor. 1891. p. 178). Auch Vöchting (1892. p. 98) will auf diese Weise miteinander verwachsene Zwiebeln und sogar verwachsene Blütenstände erhalten haben. Gleichwohl können derartige Zwiebelpfropfungen, wie auf p. 104, Anm. 2 erörtert, als eigentliche Pfropfungen nicht angesehen werden, und nur der Vollständigkeit halber seien sie hier erwähnt.

29. Ein anderes Pfropfverfahren, das Ablaktieren oder „Absäugeln“[1]) wandte ich bei jüngeren Pflanzen von Vanilla planifolia an. Zwei gleich starke, in einen Topf eng aneinandergepflanzte Vanillesprosse wurden an ihrer noch jugendlichen Partie auf der einander zugekehrten Seite durch zwei etwa 6 cm lange und gleich breite Längsschnitte verletzt und die beiden Schnittflächen genau aneinandergelegt, derart, daß Knotenpartie mit Knotenpartie und Internodium mit Internodium korrespondierten. Die Schnittflächen wurden gut verbunden und verstrichen. In allen drei Fällen wuchsen jeweils die Spitzen der beiden miteinander verbundenen Pflanzen ungehindert weiter. Nach einem Monat wurde jede Pfropfung so behandelt, daß an jedem Pflanzenpaar von dem einen Individuum der Sproß oberhalb der Verbindung abgeschnitten wurde, während der Stengel der anderen Pflanze unterhalb des Verbandes zuerst eingekerbt, später durchschnitten wurde. Die anscheinend gelungene Pfropfung wuchs ungestört weiter, bildete Blätter und Knotenwurzeln. Als aber der Verband etwa 3 Monate nach dem Zusammenbringen, also 8 Wochen nach der Abtrennung vom eigenen Wurzelsystem, gelöst wurde, zeigte sich, daß bei keiner Pflanze auch nur die geringste Verwachsung mit dem anderen Symbionten eingetreten war. Das angebundene Pfropfreis hing völlig isoliert vom lebenden Gewebe der Unterlage in der Luft, hatte aber unbehindert weiterwachsen können, da die Luftwurzeln ja hinreichend Feuchtigkeit aus dem feuchtwarmen Hause aufnehmen konnten. Wenn daher Daniel die Bildung von Luftwurzeln an Vanilla gerade als ein Beweis für das Gelingen der Pfropfung ansieht, so war nach der von mir gemachten Erfahrung dies vielmehr gerade ein Beweis, daß die Pfropfung nicht gelingen konnte. Denn das Pfropfreis machte sich ja gerade frei von der Nährstoffaufnahme durch die Unterlage, indem es durch eigene Wurzeln seinem Absorptionsbedürfnis zu genügen suchte. Nach Erzeugung der stammeigenen Wurzeln war die Unterlage für das Pfropfreis nicht mehr nötig und wurde daher direkt abgestoßen. Das ist ja auch längst durch zahlreiche andere Beobachtungen erwiesen worden. Ist die Verbindung zwischen Unterlage und Pfropfreis gar nicht oder nur ungenügend hergestellt, so stauen sich die abwärts wandernden wurzelbildenden Baustoffe am Ende der Leitungsbahnen, d. h. in diesem Falle an der Basis des Pfropfreises und werden hier, wenn das Gewebe sonst dazu fähig ist, zur Bildung von Wurzeln verwendet. Es hat dann äußerlich den Anschein, als suchte das unter diesen unnatürlichen Verhältnissen sich nicht wohlfühlende Pfropfreis sich von der Unterlage unabhängig zu machen (vgl. die Angaben Lindemuths, z. B. Gartenflora. 1900. p. 239, u. a. a. O., andererseits Goebel, 1908 a, p. 178). Ich erinnere daran, daß das Pfropfen gerade deshalb für solche Pflanzen empfohlen wird, die sich sonst als Stecklinge nur schwer bewurzeln; nach der Wurzelbildung an der Basis des Pfropfreises kann dieses dann als selbständiger Steckling weiterkultiviert werden. Andererseits[2]) unterbleibt die Erzeugung von Wurzeln an der Basis des Pfropfreises, wenn die Pfropfstelle gut verwachsen ist, so daß die wurzelbildenden Baustoffe ungehindert an ihre eigentlichen Bestimmungsorte geleitet werden können.

[1]) Es ist dies die ursprünglichste Pfropfart, die schon den Alten bekannt war und die sie wohl der Natur abgelauscht hatten; bei Buchen beispielsweise kann man häufig diesen Vorgang sehr schön beobachten.

[2]) Von mir gepfropfte Efeureiser regenerierten übermäßig viel Wurzeln, solange die Verbindung der Leitungsbahnen in der Verwachsungszone noch nicht hergestellt war. Nachdem dies geschehen, unterblieb am Reis jede weitere abnormale Wurzelbildung. Vgl. auch Goebel 1905/a, p. 389.

Dies gilt naturgemäß nur mit Einschränkung für solche Pflanzen, die normalerweise auch noch — z. T. latente — Luftwurzeln ausbilden, wie z. B. für Vanilla. Allgemein aber kann wohl behauptet werden, daß die abnorme Erzeugung von Wurzeln an der Basis des Pfropfreises ein Beweis dafür ist, daß die Pfropfung nur ungenügend oder gar nicht gelungen ist.

Auch Rhizome, und zwar solche von Iris, zog ich in meine Pfropfversuche hinein. Ich pfropfte Rhizome von

30. Iris pallida auf Iris australis, ferner

31. Iris florentina auf Iris australis. Ich kopulierte und pfropfte in den Spalt; beider Methoden bediente ich mich mit dem gleichen Ergebnis[1]). Obwohl die Stengelpartien der Iris rhizome einer kambialen Zone ermangeln, blühten die Pfropfreiser nicht nur, sondern sie sind

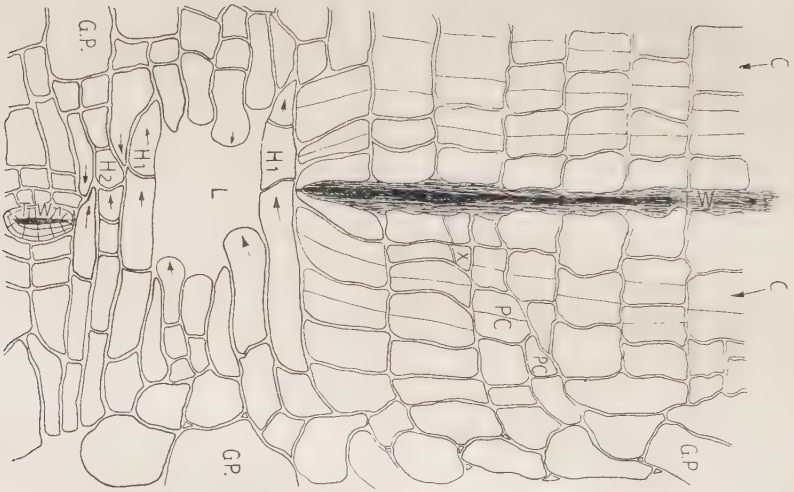

Fig. 17. Iris australis — Rhizom. Querschnitt durch die Berührungszone beider Pfropfsymbionten. GP = Grundparenchym des Zentralzylinders. C = cambiales Gewebe. TW = totes Gewebe an der Kontaktfläche. L = Lücke; in diese dringen von seiten beider Symbionten hyphenartig Zellen (H_1) vor und schieben sich zwischen einander, oder sie platten sich ab beim Zusammentreffen (H_2).

z. T. sogar noch heute, nach mehr als 4 Jahren, am Leben. Freilich ist es nur ein trostloses Vegetieren; von Monat zu Monat verkümmert mehr der neu hinzugewachsene Teil der Sproßachse. Die Blätter werden z. Z. nur noch wenige Zentimeter lang. An der Unterlage sind noch die ursprünglichen Wurzeln in Tätigkeit, neue aber wurden an ihr seit der Pfropfung nicht mehr gebildet; ihre Entstehung erfolgt ja auch am Rhizom in akropetaler Reihenfolge. Außerdem war die Verwachsung derart, daß das Parenchym anscheinend wohl Wasser diffundieren ließ, während wurzelbildende Baustoffe vom Pfropfreis nicht zur Unterlage überführt werden konnten. Diese vielmehr häuften sich an der Basis des Pfropfreises an, und deshalb war sein hinzugewachsener Teil bedeckt mit Wurzelanlagen. Und nur dadurch, daß ich diese Wurzeln hinderte in die Erde einzudringen und ihre Funktion auszuüben, habe ich die Pfropfung so lange am Leben erhalten können. Anderenfalls hätte sich das Pfropfreis sofort selbständig gemacht und die alte

[1]) Figdor (1891. p. 187) hatte keinen Erfolg mit Pfropfungen von Iris germanica.

Unterlage abgestoßen. Wie die mikroskopische Prüfung ergab, waren auf der Berührungszone beider Pfropfsymbionten mehr oder weniger ausgedehnte, gebräunte Streifen, anscheinend totes Gewebe, das sich hauptsächlich aus den beim Zerschneiden verletzten Zellen zusammensetzt (s. Fig. 17, TW). Zellen in größerer Anzahl waren zusammengefallen, ihre Wände gebräunt, anscheinend verkorkt. Vielfach befanden sich auch gebräunte Gefäße in ihr. Auch kleinere Partien derartiger brauner Gewebe fanden sich in der Kontaktzone hie und da inselförmig eingesprengt (Fig. 17, TW_1). Durch eine Art Korkgewebe wurde es gewissermaßen eingekapselt und so von den lebenden Zellen abgesondert. Auch die ausgedehnteren Zonen abgestorbener Zellen (T W) werden beiderseits von einem cambialen Gewebe (C) flankiert. Wenn auch dessen Leistungsfähigkeit wohl über die eines Korkcambiums oder eines Periderms hinausgeht, so war es doch in den beobachteten Fällen bei Iris-Pfropfungen nicht stark genug, selbst nach Jahresfrist, diese Trennungszone (T W) zu sprengen, um eine innige Verwachsung beider Symbionten herbeizuführen, so wie ich es vielfach bei Campelia beobachten konnte. Die innige Verschmelzung beider Gewebe geschah vielmehr in der Weise, daß an einer Lücke (L) von beiden Seiten Zellen hyphenartig sich entgegenwuchsen[1]), sich ineinanderschoben (H_1) oder bei der Berührung sich abplatteten (H_2). Gebräunte, abgestorbene Zellreste waren an diesen Stellen nicht zu sehen; ob sie resorbiert worden waren, vermag ich nicht zu sagen. An einer Stelle (bei PC) hatten sich Zellen schlauchförmig gestreckt; vielleicht werden aus ihnen Prokambiumstränge, da auf dem nächstfolgenden Schnitte über x bereits eine Anzahl lebender, kurzer Gefäßtracheiden zu finden war, anscheinend neugebildet, die sich dann an die gebräunte Trennungszone (T W) anschlossen. Aber abgesehen von diesem einen Fall — der sich auch noch nicht mal einwandfrei als Regeneration erweisen ließ — fand ich sonst niemals Gefäßbündel in größerer Anzahl an der Schnittfläche in dem Callusgewebe regeneriert. Auch nach Jahresfrist waren Leitbündel noch nicht ausgebildet worden, wennschon gewisse Zellreihen der Stoffleitung zu dienen schienen. Besonders die zwischen zwei Gefäßbündeln der Unterlage und des Pfropfreises liegenden Zellreihen des Callusparenchyms an der Verwachsungszone wiesen hellbräunliche, schleimige Massen auf. Trotzdem aber doch sicher das Bedürfnis als Reiz gewirkt haben mag, und obwohl zweifellos ein Wassergefälle in den Calluszellen der Verwachsungszone eingetreten sein muß — welches nach Simon (1908 b, p. 393) möglicherweise den Anstoß zur Beseitigung dieser Störung gibt und so vielleicht die Regeneration von Leitungsbahnen im Gewebe dikotyler Pflanzen veranlaßt —, scheinen die Parenchymzellen des monokotylen Callusgewebes an der Verwachsungszone einer Pfropfung nicht fähig gewesen zu sein, Leitungsbahnen zu differenzieren, zum mindesten nicht in ausreichender Weise.

32. Von Commelinaceen pfropfte ich Tradescantia viridis var. Thuringia, eine schöne, weißbuntblättrige und blaublühende Neuheit, auf die grüne Stammform. Die Wunde wurde verbunden, aber nicht verstrichen. Nach einem Monat waren die Pfropfreiser abgefault, ohne Callus gebildet zu haben.

33. Eine andere Commelinacee, die dickstengelige Campelia zanonia (Spironema fragrans?), war mir schon gelegentlich der Stecklingsversuche durch die üppige Bildung von Callusgewebe an Stengel- bzw.

[1]) Vgl. hierzu M. Ohmann. 1908. p. 233 ff.

Blattbasis aufgefallen. Und sie übertraf noch meine Erwartungen, als ich sie zu Pfropfversuchen heranzog.

Ich benutzte Pflanzen von verschiedenem Alter und verschiedener Höhe. Pfropfmethoden wandte ich mehrere an, so z. B. Absäugeln, Kopulieren und besonders Spaltpfropfen. Bei späteren Versuchen bediente ich mich nur der letztgenannten Methode, da ich sie als die brauchbarste für die krautigen Pflanzen kennen gelernt hatte.

Fig. 18. Spaltpfropfung von Campelia zanonia. Nach der Pfropfung waren an der Pflanze 7 neue, ausgewachsene Blätter gebildet. Der Callus ist deutlich sichtbar. An der Basis des Pfropfreises sitzen einige Wurzeln. Die Blätter der Unterlage sind inzwischen abgefallen. Diese Pfropfung erreichte ein Alter von 13 Monaten. $^1/_4$ nat. Gr.

Die erste Serie Pfropfungen führte ich im März 1910 in den Gewächshäusern des Botanischen Gartens zu München aus. Als Reiser wurden krautige Kopfstecklinge, sowie kräftige Seitentriebe an ihrer Basis beiderseits keilförmig zugeschnitten, derart, daß eine möglichst lange Schnittfläche entstand. Die ausgewachsenen Blätter des Pfropfreises stutzte ich um die Hälfte ihrer Länge, um die Transpiration herabzusetzen. Die als Unterlage dienende Pflanze wurde 5 cm unter ihrem Vegetationspunkte geköpft und dabei die noch an ihr haftenden Blätter möglichst geschont; dann wurde sie von ihrem apikalen Teil her durch einen in der Richtung der Längsachse geführten glatten Schnitt längsgespalten, und in diesen Spalt wurde nun die 10 cm lange, zweischneidig-keilförmige Basis des Pfropfreises gesteckt. Ich beobachtete, daß nicht nur beide Symbionten gleich dicke Stengel hatten, sondern auch, daß möglichst Knoten des Pfropfreises neben Knoten der Unterlage zu stecken kamen. Denn das Knotengewebe ist von vielfach verschlungenen Gefäßbündelkommunikationen durchsetzt, und das Parenchym der Gefäßbündelscheide ist, wie ich oben gezeigt habe, besonders befähigt

zur Regeneration. Dann wurde die Wunde verbunden und mit Baumwachs verstrichen. Letzteres unterließ ich später, da es unzweckmäßig war und nur das Faulen der weichen Parenchymzellen zu veranlassen schien. Unterlage und Pfropfreis mußten stets an einen Stab angebunden werden, um ein Abbrechen zu vermeiden. Die Pflanzen wurden viel gespritzt und in der Mehrzahl feuchtwarm kultiviert. Unter diesen Umständen entwickelte sich schon nach wenigen Tagen an den Schnittflächen ein schwammiges, fast durchsichtiges, wasserreiches Callusgewebe, das sowohl von der Unterlage wie vom Pfropfreis ausging und bald den Bastverband sprengte (vgl. p. 115ff.).

Nach einem Monat wuchs auch das Pfropfreis offensichtlich weiter; die Blätter, welche — besonders bei schnellem Wasserverlust — vorher eine stumpfe, graugrüne Farbe gezeigt hatten, nahmen wieder die satte, hellgrüne Farbe normaler Campelia blätter an, vor allem die jungen Blätter. Diese wuchsen fast zur gewöhnlichen Größe heran; doch konnte man deutlich den hinzugewachsenen Teil der Sproßachse auch dadurch unterscheiden von dem ursprünglichen, daß dessen Blätter gestutzt waren. Während so an der Verwachsungszone ein offensichtliches Callusgewebe gebildet und nach etwa 6 Monaten an wüchsigen Pfropfreisern etwa 6—10 neue normale Blätter entstanden waren (s. ähnlich Abb. 18), fing plötzlich die Unterlage an abzusterben. Entweder faulte der eine der beiden apikalen Lappen neben

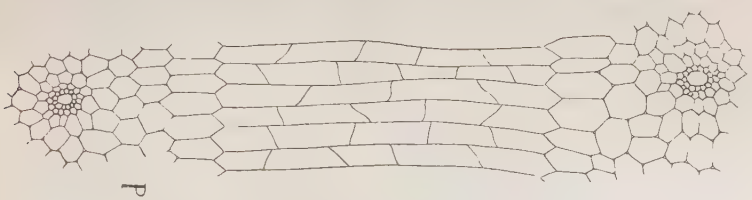

Fig. 19. Campelia-Pfropfung. Verwachsungszone beider Symbionten. Calluszellen sind langgestreckt. P = Pfropfreis.

der Pfropfspalte ab und zog so das andere Stengelgewebe mit in den Fäulnisprozeß hinein. Oder aber, wenn ich diesen Prozeß durch rechtzeitiges Amputieren des kranken Organs erfolgreich verhindert hatte, so trat Fäulnis schließlich doch wieder gelegentlich an der Basis der Pfropfspalte auf. Oder aber es wurde, wenn wirklich die Pfropfnarbe ganz gesund blieb, die Unterlage an ihrer untersten Stengelpartie krank; sie wurde zunächst gelb, schrumpfte dann und ging schließlich zugrunde. In allen Fällen blieb das Pfropfreis ausnahmslos gesund. Ich benutzte es dann als Steckling und zog stets davon eine neue Pflanze heran.

Mikroskopische Prüfung des Callusgewebes ergab, daß sowohl von der Unterlage wie vom Pfropfreis überall Callusparenchym gebildet war, ähnlich wie ich es bei Iris geschildert habe (vgl. Fig. 17 bei C). Trotzdem aber der Callus an der Verwachsungsstelle der Pfropfung von Campelia bedeutend mächtiger war als dort — seine Zellen waren bei der Commelinacee vielfach sehr langgestreckt (s. Fig. 19) —, so hatten sich doch nirgends in ihm Gefäßbündel ausdifferenziert. Ich nahm an, daß auf diese Weise die Unterlage keine Assimilate vom Pfropfreis erhielt, so daß sie in Ermangelung wurzelbildender Baustoffe sozusagen verhungern mußte. Andererseits mag durch das Übermaß der von den Wurzeln aufgenommenen Nährsalze und Wassermengen das Mißverhältnis der Nährstoffe in der Unterlage so groß geworden sein, daß dadurch deren vorzeitiger Tod veranlaßt wurde. Das Pfropfreis konnte

grün bleiben und weiterwachsen, weil das Callusparenchym vermutlich Wasser diffundieren ließ; außerdem aber scheinen auch die Blätter selbst Wasser in genügender Menge direkt von außen aufgenommen zu haben. Dies schloß ich aus folgender Beobachtung:

Querschnitte durch die Blätter normaler Pflanzen ergaben, daß sich die Epidermis der Blattoberseite zu außerordentlich langen, palisadenartigen Zellen ausbildet, welche als Wasserspeicher dienen. Sie zeigen sich als sechseckige Prismen, viermal so hoch als breit. Nach

Fig. 20. „Gemischtes Pfropfen“ in den Spalt. Pflanze von Campelia zanonia einen Monat nach ihrer Pfropfung. Gepfropft am 9. IX. 11. ¼ nat. Größe.

der Außenseite zu weist jede Zelle einige warzenförmige Höckerchen auf. Bisweilen ist diese wasserspeichernde Epidermis auch zweischichtig. Die Längswände ihrer Zellen sind glatt und bilden am Querschnitt eine gerade Linie. Diese oberste, wasserspeichernde Zellschicht allein ist genau so dick wie das ganze übrige Blattgewebe. Gepfropfte Pflanzen dagegen, welche längere Zeit dem Sonnenbrande oder recht trockener Luft ausgesetzt waren, besaßen Blätter, welche eine stumpfe, graugrüne Farbe angenommen hatten. Mikroskopische Querschnitte durch solche fast aschgrauen Blätter ergaben, daß besonders die Epidermiszellen der Blattoberseite stark harmonikaartig zusammengeschrumpft waren. Ihre Längswände stellten

sich am Blattquerschnitt als stark gefaltete Wellenlinien dar. An dickeren Querschnitten traten auch die Falten der Rückwände der Zellen hervor, deren Faltenmulden scheinbar den Eindruck erweckten, als seien sie Querlamellen innerhalb der Zelle. Durch diese Lamellen oder Falten wird am Blatte ein großer Teil des tief darunterliegenden grünen Chlorophyllgewebes verdeckt, sodaß dadurch die Blätter die stumpfe, graue Farbe bekommen. — Infolge der starken Wasserabgabe ist also das Wassergewebe geschrumpft. Durch die hierbei entstehenden Falten ist gleichzeitig das darunterliegende Assimilationsgewebe gleichsam wie durch Schattendecken vor intensiver Bestrahlung geschützt worden, sodaß wir es hier wie mit einem selbsttätigen Regulationsapparat zu tun haben. Ich konnte feststellen, daß die Blätter nach ihrer Bespritzung mit Wasser wieder normal grün wurden; das Wassergewebe hatte sich wieder gefüllt. Die Blätter nahmen also durch die äußeren Epidermiswände, vielleicht mittels der auf ihr sitzenden kleinen Höcker, Wasser auf; sie sind daher in ihrer Ernährung zunächst nicht unbedingt auf die Unterlage angewiesen.

Da nun die Zellmembranen des Callusgewebes an der Verwachsungszone der Pfropfung anscheinend für manche Stoffe, z. B. für Assimilate impermeabel waren, hatte die blattlose Unterlage verhungern müssen. Dem suchte ich nun vorzubeugen, indem ich die von Daniel empfohlene „gemischte Pfropfweise" anwandte. Ich sorgte dafür, daß auch die Unterlage noch Assimilationsorgane behielt; und da die Blätter doch nur von relativ kurzer Lebensdauer waren, beließ ich die austreibenden Achselknospen am apikalen Teil der Unterlage der Pflanze, ohne daß sie indes allzu mächtig werden durften. Hierdurch beugte ich sozusagen einer „Stagnierung der Zellsäfte" in den Lappen neben der Pfropfspalte vor, sodaß diese nicht mehr so leicht in Fäulnis geraten konnten. Außerdem waren mehrere Pflanzen in ausgewaschenem Sand kultiviert worden, um zu vermeiden, daß in der Unterlage übermäßig viel anorganische Salze angehäuft wurden[1]). Durch die Kultur in dem oftmals ziemlich trocken werdenden Sand war die Unterlage auch vor übermäßiger Wasseraufnahme geschützt. Ein gepfropftes (in Erde stehendes) Exemplar blieb 18 Monate am Leben und hatte sogar einen Blütensproß getrieben (vgl. Abb. 21).

Nicht selten waren an der Basis des Pfropfreises aus den Knoten die latenten Wurzelanlagen ausgetrieben; sie waren zur Wasseraufnahme mit einem reichen Haarfilz bedeckt. Bisweilen wuchsen sie auch in die Pfropfspalte hinein. Sie drangen bis zur tiefsten Stelle des Spaltes vor, durchbohrten das abgestorbene Parenchym, wuchsen dann aber auf den lebenden Zellen entlang nach außen, ohne in das lebende Stammparenchym einzudringen. Ihnen scheint also die von van Tieghem (1888) den latenten Wurzeln zugeschriebene diastatische, zellwandlösende „Wurzeltasche" abzugehen.

Hinsichtlich der Callusbildung konnte ich noch folgende Beobachtungen machen: Die in den Schwitzkasten gestellten Pfropfungen regenerierten am schnellsten Callus. Schon nach wenigen Tagen bildete sich an der Pfropfzone der Campeliapflanzen ein durchsichtiges, wasserreiches Gewebe, wie es Küster (1903 b, p. 74) als „hyperhydrisch" bezeichnet, und das nach Küster an der Pflanze entsteht bei Verminderung der Wasserabgabe durch Zunahme des Dampfgehaltes der umgebenden Atmosphäre.

[1]) Die Campeliapflanzen sind äußerst genügsam an anorganischen Salzen. Ich zog über 120 cm hohe, kräftige Stecklingspflanzen in reinem Sand. Einige von diesen Pflanzen waren später gepfropft worden.

Später ging es schnell und leicht in Fäulnis über und zerstörte so die ganze Pfropfung[1]).

Die nicht unter Glasglocke gehaltenen Pfropfungen erzeugten kein so schwammiges Callusgewebe. Dafür war dies von längerer Dauer, besonders wenn die Unterlage wenig gegossen wurde.

Fig. 21. Campelia zanonia, dieselbe Pflanze, wie auf der vorigen Abb., mit Blütenschaft, 18 Monate nach der Pfropfung.

Die Verwachsungszone der gepfropften Campelia pflanzen, die nach flottem Wachstum nach einem halben Jahre plötzlich abstarben, untersuchte

[1]) Diesen Vorgang glaube ich mir so erklären zu können: Unter diesen feuchtwarmen Verhältnissen wurde der Bast des Verbandes kurze Zeit nach der Pfropfung mürbe und daher bald von dem stark hypertrophierten Callusgewebe der Verwachsungszone gesprengt. Nach so schneller Aufhebung des Verbandes rückten die unter großer Spannung bzw. Druck gewachsenen Gewebe beider Symbionten voneinander ab, der Sauerstoff der Luft bekam Zutritt zur Verwachsungszone, und so bildete sich unter seinem Einfluß in dieser bald ein Periderm, die Zellwände bräunten sich und damit war jede Verwachsung ausgeschlossen. Die anscheinend verkorkten Zellen schrumpften und starben ab. Dann ging das Callusgewebe und mit ihm das apikale Ende der Unterlage zumeist bald in Fäulnis über (vgl. hierzu die Unters. von B. Kabus).

ich, indem ich Längs- und Querschnitte herstellte. In allen den Fällen war reichlich Callus gebildet worden vom Pfropfreis, aber auch von der Unterlage. Die Calluszellen waren dünnwandig, im Innern meist langgestreckt (s. Fig. 19); seitlich waren sie mehr kubisch. Sie gingen durch Streckung mit darauffolgenden Querteilungen aus Parenchymzellen hervor. Interzellularen waren im Callusparenchym nicht ausgebildet und Leitungsbahnen fehlten vollkommen! Es war auch nach 6 Monaten noch keinerlei Differenzierung im Callusgewebe eingetreten. Die Berührungszone beider Symbionten war oft durch abgestorbene Zellwände gekennzeichnet. Nur an ganz wenigen Stellen war die Grenze beider Calli nicht festzustellen. Die Resorption der abgestorbenen Zellmembranen scheint daher zum mindesten sich nicht leicht zu vollziehen. Sehr häufig war das Wachstum der einzelnen Calluslagen recht ungleich erfolgt, so daß vielfach am Querschnitt ein zapfenartiges Ineinandergreifen der einzelnen Zellpartien beider Symbionten erkennbar war. Dann hatten an einer Stelle die Zellen des einen Symbionten kaum Gewebe regeneriert, so daß die callösen Parenchymreihen des anderen an das primäre Parenchym des ersteren grenzten. Einige Zellreihen daneben war es dann vielleicht umgekehrt der Fall. Durch diese zapfenartige Verzahnung der beiderseitigen Calli wurde nicht nur eine mechanische Festigung erreicht, sondern es war auch gleichzeitig damit eine Kommunikationsfläche geschaffen. Denn während das Ende eines Zapfens bedeckt war mit einem Pfropf von abgestorbenen, dunklen Zellresten, der vermutlich einen Austausch von Baustoffen zwischen beiden Symbionten völlig unmöglich machte, waren die seitlichen Berührungsflächen der beiderseitigen Calluszapfen naturgemäß frei von abgestorbenen Elementen, so daß hier eine Kommunikation von gewissen Baustoffen ermöglicht war. — Am meisten regenerationsfähig zeigte sich das Parenchym in der Knotenpartie; hatte die Wundfläche eines Symbionten sonst nur schwach regeneriert, so waren am Knoten zahlreiche neue Zellen gebildet worden. Das Parenchym der Gefäßbündelscheide, das an Stecklingen im jugendlichen Zustande sogar Wurzeln regenerieren konnte, hatte, da es selbst englumig war, auch nur schmale, lange Zellreihen als Callus hervorgebracht. Aber Leitungsbahnen waren auch aus diesen Zellen nicht differenziert worden. Bisweilen, vor allem vor Leitbündeln, wiesen die Parenchymreihen des Callus' hellbräunliche Schleimmassen auf. Vereinzelt sah ich Stärkekörner in geringer Anzahl im Callus liegen. Die von Assimilationsorganen entblößte Unterlage enthielt Stärkekörner nur in sehr geringer Menge, während die Zellen des Pfropfreises reichlich damit angefüllt waren. Im wesentlichen hatten also die Calluszellen Stärke bzw. Zucker nicht zu leiten vermocht.

Während die meisten der scheinbar mit Erfolg gepfropften Campeliapflanzen nach ca. 6 Monaten eingingen, nachdem sie in der eben beschriebenen Weise Callus gebildet hatten, konnte ich eine der in den Spalt gepfropften Pflanzen 13 Monate am Leben erhalten (s. Fig. 18). Nachdem sie anfing vom bewurzelten Teil des Stammes her abzusterben, unterzog ich die Verwachsungszone der Pfropfung einer eingehenden mikroskopischen Prüfung. Die Verwachsung war fast ideal, aber — Leitbahnen waren auch hier im Wundgewebe nicht regeneriert worden. Während an allen anderen, vorher beschriebenen Pfropfungen die Berührungsfläche der beiderseitigen Wundgewebe zum großen Teil von abgestorbenen Zellen oder stark gebräunten Zellwänden eingenommen wurde und während beiderseits darunter ein Wundgewebe lag, das aus langgestreckten Zellen mit zahl-

reichen Querwänden bestand oder wie ein Korkkambium aussah (vgl. ähnlich Fig. 17, C, von Iris[1]), — so war an der 13 Monate alten Pfropfstelle die Berührungszone beider Wundgewebe zumeist gar nicht so leicht zu erkennen. Denn trennende, gebräunte, verkorkte Partien fehlten hier fast vollkommen; nur selten war eine kleine Korkinsel im Innern der Verwachsungszone eingesprengt, die dann gerade so wie in der Fig. 17 bei T W_1 eingekapselt war. Sonst glichen die wenigen regenerierten Zellen fast ganz dem Grundparenchym. Um die Verwachsungszone aufzufinden, mußte ich auf ihren Rand einstellen. Dieser war stets sofort zu erkennen. Die Zellen der äußeren Rinde beider Symbionten hatten sich hier gestreckt und vielfach quergeteilt, bis sich beide Calli berührten. An der Berührungszone lagen zum Teil dunkelbraune, kollabierte Zellen; ihre Wände erschienen auf dem Querschnitt schwarzbraun, von der Fläche gesehen, gelbbraun; die Wände

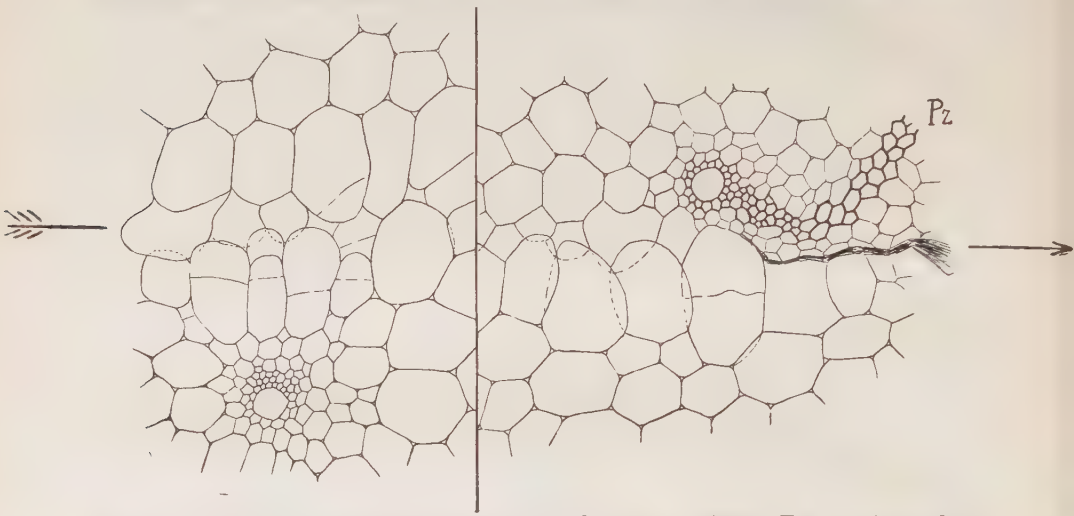

Fig. 22. Campelia. Querschn. durch Verwachsungszone der in Fig. 18 abgebildeten Pflanze; der Pfeil gibt die Schnittfläche an. Linke Teilfig.: Partie aus der Mitte; rechte: vom Rande. Obere Teile (mit Pz = Perizykel) vom Pfropfreis.

der weiter darunterliegenden Zellen derselben radialen Zellreihe waren verkorkt; sie färbten sich mit Sudan-Glyzerin rot. Vielfach war später die dunkle Zone nach außen gepreßt worden. Leuchtend karminrot wurde auch der Stereomring (Pz in Fig. 22) mit Sudan III gefärbt. Dagegen zeigten die Zellen der Verwachsungszone beider Symbionten an der gemeinsamen Berührungsfläche nach Kochen in Sudan-Glyzerin keine Rotfärbung. Bereits die Parenchymzellen der inneren Rinde beider Symbionten verwuchsen innig miteinander, dasselbe taten die des Zentralzylinders innerhalb des Stereomringes, zu dem der Pericykel hier differenziert ist; das geschah auch, wenn die Rindenzellen des einen Symbionten neben die Parenchymzellen des Zentralzylinders zu liegen kamen. Nur selten fand ich in dieser 13 Monate alten Pfropfung die Reste der bei der Pfropfung durchschnittenen Zellwände; ich schließe daraus, daß die Wände der verletzten Zellen in diesem Falle doch vielleicht resorbiert sein könnten. Bisweilen freilich konnte ich noch Reste davon feststellen; sie zeigten sich meist als gelbbraune, der Zellwand anliegende[2])

[1]) Ähnlich auch bei Kabus (1912. p. 50) d. Fig. 22 bei U.
[2]) Vgl. Figdor, 1891. p. 189u.

Klumpen. Selbst wenn die Zellwandreste sich an intakte Wände angelegt hätten und so dem Beobachter leicht hätten entgehen können, so mußten die verdickten Zellwandreste des Stereomringes doch wahrzunehmen sein. An gut verwachsenen Stellen konnte ich aber auch davon nichts finden. Immerhin wäre es möglich, daß sie sich als Klumpen zusammengeballt hätten und daher nur ausnahmsweise in einigen Zellen des Schnitts lagen.

Bei genauerer mikroskopischer Prüfung ließen sich die Zellen der Verwachsungszone doch an zwei Merkmalen erkennen. Erstens fehlten ihnen die Interzellularen[1]) des benachbarten Grundparenchyms und dann waren sie auch nicht so abgerundet wie diese, sondern ihre Membran drang in die Lücken zwischen den einzelnen Parenchymzellen ein, vielfach nur als schmaler Sack oder Schlauch. Durch diese schmalen Ausstülpungen war es bedingt, daß auf dem Querschnitt die Zellen der Verwachsungszone ihre Zellwände vielfach in Flächenansicht zeigten, und sich dadurch von dem umgebenden normalen Gewebe abhoben. Infolge des hyphen- oder papillenartigen Ineinandergreifens der vordersten Zellen beider Symbionten (s. Fig. 22; vgl. ähnlich Fig. 17 bei H_1) wurde eine innige Berührungsfläche erzielt, die für einen Stoffaustausch in bescheidenem Maße vollauf zu genügen schien. Gefäßbündel aber hatten sich in den 13 Monaten nicht auszubilden vermocht, und das war wohl auch der Grund, daß dann die Pflanze an Erschöpfung vorzeitig zugrunde ging, ehe sie auch nur annähernd die Größe und den Habitus einer normalen, ungepfropften Pflanze erlangt hatte. Fig. 18 zeigt solche Pfropfung kurze Zeit vor dem Absterben der Unterlage. Die Unterlage ging zugrunde wenige Monate, nachdem sie ihre letzten Blätter verloren hatte.

Eine durch „gemischtes Pfropfen" veredelte Campeliapflanze (Fig. 20) hatte nicht nur eine blattreiche Unterlage, sondern ich ließ auch an ihr die beiden obersten Seitenknospen austreiben, die an den beiden Lappen der Pfropfspalte saßen. Diese Sprosse durften sich nicht bewurzeln und mußten in mäßigem Wachstum gehalten werden. So erreichte ich, daß die Unterlage auch nach dem normalen Verlust der Blätter nicht abstarb. Nach 18 Monaten zeigte das — immerhin ziemlich kümmerlich im Verhältnis zur normalen Pflanze — gewachsene Reis (s. Fig. 21) einen, freilich schwächlichen und unverzweigten Blütenschaft; die Blüten öffneten sich im März[2]).

Aus den Vergleichszahlen der folgenden Tabelle (p. 120) läßt sich wohl schon zur Genüge erkennen, daß wir selbst bei dieser 18 Monate alt gewordenen und zur Blüte gelangten Pflanze nicht reden können von einem wirklichen Gelingen der Pfropfung, denn — wie ich nach dem Verblühen und Absterben dieser Pflanze feststellen konnte —, waren Gefäßbündel oder Anschlußtracheïden im Callus der Verwachsungszone auch nach 18 Monaten noch nicht gebildet worden; diese selbst glich den Fig. 17, 19 u. 22.

[1]) Kabus (1912. p. 32) will merkwürdigerweise im Verwachsungsgewebe von Sauromatum-Pfropfungen größere Interzellularen gefunden haben als im übrigen Gewebe. Ich wiederholte seine Versuche. Nach 45 Tagen war Callus gebildet. Dessen Zellen fehlten aber die Interzellularen. Sonst glich die Verwachsung ganz den bisher beschriebenen. Hyphen- und papillenartig wuchsen sich in den Lücken die Zellen beider Symbionten entgegen; bisweilen traten kleine Korkinseln auf. Aber neue Leitbündel oder kurze Anschlußtracheïden waren nicht gebildet, auch nicht im Callus vor den Enden eines durchgeschnittenen Gefäßbündels.

[2]) An dieser Stelle sei darauf hingewiesen, daß sich auffallenderweise sämtliche blühreifen Blüten einer Infloreszenz an einem Tage öffnen, auch solche von ungepfropften Campelien; dann tritt eine vollkommene Pause ein, bis sich die nächste Serie Blüten derselben Blütenrispe etwa nach Verlauf einer Woche erschließt. Dieses Intervall ist jedoch von unbestimmter Länge und wird allmählich größer, entspr. d. Abnahme d. Reservestoffe.

Vergleichszahlen zwischen normaler und der gepfropften Pflanze (s. Fig. 21) nach 18 Monaten	Gepfropfte Pflanze cm	Normale Pflanze (Durchschnittswerte) cm
Gesamthöhe, inkl. Blütenschaft	85	210
Höhe der vegetativen Sproßachse (b. d. Pfropf.: Zuwachs nach 18 Monaten)	**15** (!)	**120** (!)
Anzahl der Knoten daran	24	45
Länge des Blütenschaftes	55	90
Anzahl von dessen Seitenästen	0	8
Länge der Internodien	**0,6** (!)	**4** (!)
Umfang der Internodien	3,5	5,5
Anzahl der lebenden Blätter an der vegetat. Sproßachse	10	20
Deren Länge	16	25
Deren Breite	3,5	5,5

Aber es wäre auch nur ein Streit um Worte! Die am Irisrhizom und an der 13 Monate alten Campeliapfropfung beschriebene innige Berührung von Parenchymzellen ist wohl eine Verwachsung, aber eine gänzlich unvollkommene und unzureichende, solange in dem Verwachsungsgewebe Leitbahnen in ausreichender Menge nicht ausgebildet worden sind. Aber so begreiflich der Wunsch ist, festgestellt zu haben, daß auch Monokotylen mit Erfolg gepfropft werden können[1]), so erlaube ich mir trotz meiner anscheinend so günstigen Resultate, im Gegensatz zu anderen, zu behaupten, daß eine ausreichende Verwachsung (nicht nur durch bloßes papillöses Ineinandergreifen von Parenchymzellen) in den bisher bekannten Fällen nicht stattfindet und damit eine erfolgreiche Pfropfung von Monokotylen bisher noch nicht gelungen ist. Als unbestrittene Tatsache gilt doch auch, daß es unmöglich ist, Birnenreiser mit Erfolg auf Apfelbäume zu pfropfen, obwohl in solchen Fällen gar nicht selten das Reis nicht nur im ersten Jahre Blätter treibt, sondern auch noch ein weiteres Jahr sich am Leben erhält und bisweilen sogar Blüten hervorbringt[2]), trotzdem die Bedingungen hier weit ungünstiger sind als z. B. bei Pfropfungen von Irisrhizomen oder Campeliasprossen.

Trotzdem also meine an zahlreichen Arten und Individuen ausgeführten Pfropfungen von Monokotylen scheinbar gut angewachsen und nach Monaten, ja Jahren, noch am Leben waren, trotzdem Callus an der Verwachsungszone regeneriert war (z. B. bei Aglaonema, Iris, Campelia), trotzdem die Internodien sich gestreckt und eine ganze Anzahl anfangs fast normal großer Blätter sich ausgebildet hatten, muß ich im Gegensatz zu Daniel, Kabus u. A. zu dem Ergebnis kommen, daß nach allen bisher mir bekannten und hier angeführten Untersuchungen die Pfropfung von Monokotylen bis heute noch nicht gelungen ist. Erst wenn die gepfropften Pflanzen in der Lage sind, ihre natürlichen Funktionen zu verrichten, erst wenn sie in normaler Weise geblüht, gefruchtet und ein den ungepfropften entsprechendes Alter, sowie deren Größe erreicht haben, können

[1]) Vgl. Daniel, Kabus u. a. Daniels unkritische Arbeitsmethode erfährt übrigens — nicht mit Unrecht — scharfe Verurteilung durch Voss (Landw. Jahrb., 1904, p. 964ff.).

[2]) Ja, letzteres ist sogar sehr wahrscheinlich, weil die von den Blättern gebildeten Assimilate infolge des unzureichenden Leitbündelgewebes in der Verwachsungszone nicht zur Unterlage hingeleitet werden können, sondern sich wie in einem „geringelten" Zweig hier anhäufen; ein Übermaß an organisch. Baustoffen bedingt aber geradezu Blütenbildung.

wir reden von einem Gelingen der Pfropfung bei den Monokotylen. Dazu ist aber in erster Linie erforderlich, daß in der Verwachsungszone auch die Leitungsbahnen für Baustoffe in hinreichender Menge ausgebildet werden. Ohne diese wird jeder Symbiont für sich von den vorhandenen Vorräten wohl noch eine Zeitlang zehren und vegetieren können, aber er ist doch dem sicheren, vorzeitigen Untergange preisgegeben.

Kapitel 20.

Schluß: Über Äquipotenz der Zellen.

Welche Gewebearten oder Zellen sind nun fähig zur Regeneration? Kann etwa jede lebende, teilungsfähige Zelle wieder den ganzen Organismus hervorbringen? Goebel (1905 a, p. 385) faßt seine Beobachtungen hierüber dahin zusammen, „daß die Regenerationsfähigkeit der Zellen eine um so größere ist, je weniger scharf die Arbeitsteilung zwischen den einzelnen Zellformen durchgeführt ist". Tatsächlich sehen wir ja auch deutlich, daß diejenigen Gewebe, welche weitgehende Differenzierung aufweisen, für die Regeneration nicht in Betracht kommen, während andererseits dickfleischige Blätter, Blattnerven oder -stiele, oder auch Sproßachsen noch regenerationsfähig waren, weil sie an gewissen Partien „embryonale Stellen II. und III. Ordnung" aufwiesen. Wohl haben wir gesehen, daß auch gewöhnliche, weitlumige Parenchymzellen sehr wohl noch teilungsfähig sind und durch Teilung gleichartige Zellen wieder hervorbringen können; ich beobachtete dies z. B. an Blattstecklingen von Sansevieria, an der Basis des Blättchenstiels von Zamioculcas, an Blattstecklingen von Campelia, an der Verwachsungszone der Campelia-Pfropfungen, überhaupt an Wunden, wo ein callöses Parenchym regeneriert werden kann. Aber neue Organe hervorzubringen vermochte das weitlumige Markparenchym in keinem der von mir untersuchten Fälle. Hierzu waren ausschließlich die als „embryonale Stellen zweiter Ordnung" bezeichneten, kleinlumigen Zellen des Pericykels, bzw. der die einzelnen Gefäßbündel umgebenden Scheiden — die „Sonderpericykel" — befähigt. Wenn wir von dem meristematischen Cambiumgewebe gewisser Liliifloren absehen, so gingen bei den untersuchten Monokotylen alle regenerierten Organe aus diesem Pericykelgewebe hervor. Meist wurden sie frühzeitig gebildet; denn selbst das Pericykelgewebe wird im Stengel der Monokotylen zumeist früh differenziert, so daß es dann später nicht mehr zu regenerieren vermag. In gewissen Fällen aber, z. B. bei Tradescantia virginica, Heterachia und einigen anderen Commelinaceen bewahrten die Pericykelzellen noch lange Zeit ihren embryonalen Charakter. Ebenso verhielten sich die Sonderpericykel, d. h. die einzelnen Gefäßbündelscheiden in Stengeln und Blättern gewisser Monokotylen. Sie gingen, bisweilen anscheinend beeinflußt durch das ehemalige Gefäßbündelcambium, Zellteilungen ein, welche an den Stecklingen zuerst Wurzeln, dann bei gewissen Pflanzen auch Sprosse entstehen ließen. In einigen Fällen zeigten sich freilich auch selbst diese „embryonale Zellen zweiter Ordnung" nicht fähig, Sprosse zu regenerieren, sondern nur Wurzeln zu bilden, wie z. B. die Internodienstecklinge von Tradescantia fluminensis oder die Blattstecklinge (oberhalb der Abbruchstelle) von Sedum Stahlii.

Noch auffallender war, daß die Zellen der Gefäßbündelscheide von Campelia, welche fähig gewesen waren, an der unteren Internodienpartie sogar Wurzeln mit den zugehörenden Anschlußbündeln zu regenerieren,

es nicht vermochten, im Callusparenchym der Verwachsungszone einer Pfropfung Anschlußbündeln zu bilden, um die Gefäßbündel beider Symbionten zu verbinden. Obwohl zweifellos das Bedürfnis und wahrscheinlich auch das Wassergefälle in den einzelnen Zellen als Reiz gewirkt haben mag, bildeten die Zellen der Gefäßbündelscheide hier im Verwachsungscallus auch nur dünnwandige Parenchymzellen ohne Wandverdickungen.

Aus dem Verhalten dieses Callus' an der Pfropfstelle, sowie des callösen Parenchyms der Zamioculcas-Fiederblattknöllchen geht hervor, daß diese regenerierten Callusparenchymzellen keine indifferenten Zellmassen mehr sind. Denn wenn auch der Callus, soweit er nicht differenziert ist, als Meristem betrachtet werden kann (Simon. 1908 a, p. 357), so steht er doch, wie jedes allseits befähigte Gewebe, unter dem bestimmenden Einflusse der ihm angrenzenden, bereits differenzierten Gewebe (ders. p. 391) und erhält von diesen bereits durch den Ort der Entstehung einen bestimmten Charakter aufgeprägt (ders. p. 425, 471!).

Vielleicht hätte die embryonale, lebende Zelle an sich wohl die Fähigkeit, aus sich heraus wieder das Ganze hervorzubringen, aber sie wird daran gehindert, beeinflußt von ihrer Umgebung. War doch eine ganze Anzahl meiner Stecklinge (z. B. Gramineen) nicht in der Lage, aus dem Meristem ihrer Vegetationspunkte Wurzeln zu regenerieren, so daß dadurch die Stecklinge stets vorzeitig abstarben. Es besteht wohl kein Zweifel, daß auch äußere Bedingungen schuld sein konnten, wenn das Meristem nicht zur Wurzelregneration gelangte. Entweder war das Gewebe zu „weich", so daß es dadurch zu leicht durch Fäulnis vorzeitig zerstört wurde, oder es fehlte dem Parenchymgewebe an Baustoffen und dergleichen. Denn somatische Zellen sind embryonale Zellen, die (nach Goebel. 1902. p. 486) gewissermaßen „inkrustiert" sind; diese Inkrustation kann gegebenenfalls wieder aufgelöst werden, so daß die Zellen dann wieder embryonal werden (vgl. auch Beijerinck. 1887. p. 124, 1 u. 114). Die Zellen des embryonalen Gewebes aber sind alle äquipotentiell. Und theoretisch wäre demnach jede somatische Zelle in späteren Entwicklungsstadien noch fähig, jedes Organ an jedem Orte hervorzubringen. Sie tut es nicht, beeinflußt von anderen Zellen (vgl. Goebel. 1902. p. 487; vgl. auch Klebs. 1904. p. 612; ferner Němec I, III u. IV).

Ergebnisse.

Adventive Bildungen.

1. Die Sproßstecklinge baumförmiger Liliifloren (Dracaena, Aloë) bilden ihre Wurzeln aus dem Cambium, nicht aus dem Pericykel. Alle cambialen Partien der Sproßachse sind in gleicher Weise regenerationsfähig.

2. Latente Wurzelanlagen sind normalerweise im Stamme nie vorhanden.

3. Die bisweilen an Zweigen der Baumkrone entstehenden „Luftwurzeln" werden vorwiegend hervorgerufen infolge Verletzung des Stammes oder infolge lokaler Stauung der Baustoffe in den Leitungsbahnen. Nur kausal, nicht teleologisch läßt sich dieser Vorgang erklären.

4. Am entknospeten Stecklingsstumpf von Dracaena fragrans entstanden Adventivsprosse an der Basis des Stecklings aus kambogenem Callus.

5. Ein dekapitierter Steckling von Aloë plicatilis regenerierte an noch jungen Stengelteilen eine Anzahl Adventivsprosse, die aber nicht aus dem Cambium, sondern aus den äußersten Zellen der Gefäßbündelscheide einer austretenden Blattspur hervorgingen.

6. Abweichend vom normalen Verhalten konnte ich in verzweigten Sproßachsen von Aloë ciliaris sekundäres Dickenwachstum, sowie an geköpften Zweigen endogene Sproßbildung beobachten, letzteres ebenso bei A. arborescens.

7. Durch Entfernen von Rindenteilen (Ringelung) konnte ich bei Aloë plicatilis, im Gegensatz zu Dracaena Draco, Wurzelbildung bisher nicht erzielen.

8. Palmenstecklinge: Stammpartien von Chamaedorea-Arten aus mehr denn Meterhöhe konnte ich durch Umwickeln mit Moos zur Wurzelbildung veranlassen.

9. Meine Stecklinge von Rhapis wuchsen zwar nicht; indes ist gezeigt worden, daß es möglich sein wird, bei geeigneter Behandlung auch obere Stammpartien selbst dicker Palmen zur Wurzelbildung zu veranlassen (2 Literaturangaben zeugen von der praktischen Durchführbarkeit).

10. Internodienstecklinge von Commelinaceen und Gramineen: Junge Internodienstecklinge von Tradescantia fluminensis u. a. Commelinaceen vermochten an der in der Blattscheide steckenden Partie Adventivwurzeln zu regenerieren.

11. Diese entstanden stets vor einem Gefäßbündel und zwar unmittelbar über der basalen Schnittfläche, sowohl vor Bündeln des inneren, wie vor solchen des äußeren Bündelkranzes; sie drangen durch die Schnittwunde zur Außenwelt. Weiter oberhalb der Schnittfläche vermochten nur die Gefäßbündel des äußeren Bündelkranzes Wurzeln zu regenerieren; diese durchbohrten seitwärts die Epidermis.

12. Regeneriert wurden die internodialen Adventivwurzeln aus einer Anzahl benachbarter Zellen der Gefäßbündelscheide.

13. Die zur Wurzelbildung fähigen Zellen konnten aber keine Sprosse regenerieren, auch wenn alle Sproßvegetationspunkte des Stecklings entfernt waren. Auch eben erst entstehende Wurzelanlagen vermochte ich nicht zu Sprossen umzubilden.

14. Die interkalare Meristemzone an der Basis der Grashalminternodien zeigte sich an allen von mir angestellten Stecklingsversuchen unfähig zur Regeneration von Wurzeln. Auch durch Stauung der Baustoffe oder Veletzung der Gewebe konnte ich dort keine Wurzelbildung erzielen.

Stecklinge mit frühzeitiger, wenn auch anfangs latent gebliebener Wurzelbildung:

15. Von Vellozia candida wuchsen nur die jüngsten Teile der Sproßachse weiter, solange die Beiwurzeln noch latent im Stengel ruhten, oder soweit sie eben erst ausgetrieben waren. Ältere Wurzeln von größerer Länge, die in normaler Weise am Stengel entlang gewachsen waren, konnte ich an den Vellozia-Stecklingen nicht mehr zum Weiterwachsen oder zur Regeneration von Seitenwurzeln veranlassen. Aus älteren Stammteilen von Vellozia trieben keine neuen Wurzeln mehr aus.

16. An Pandanusstecklingen wachsen auch die länger ausgetriebenen Wurzeln weiter. Der Stamm von Pandanus Veitchii war in seiner unteren Partie fähig, auch nachträglich noch neue Wurzeln aus Perieykelgewebe an derselben Stelle zu regenerieren, wo vorher ausgetriebene Wurzeln entfernt waren. — Die in größerer Zahl im Stamme ruhenden embryonalen Wurzeln werden nicht von einer Initiale gebildet, sondern an

der Wurzelspitze befindet sich ein Meristem, das nach außen die Haube, nach innen den Zentralzylinder absondert.

17. Bei Stecklingen von Aglaonema, Dieffenbachia u. a. Araceen trieben auch aus älteren Sproßachsen die hier stets latent vorhandenen Wurzeln aus.

18. Die Rhizome von Acorus Calamus weisen nur auf ihrer Unterseite Wurzeln auf; diese sind in eigenartigen Zickzacklinien angeordnet. Hervorgerufen wird diese merkwürdige Anlage durch die zu den Seitensprossen abwechselnd ausweichenden Leitungsbahnen, vor denen die Wurzeln frühzeitig entstehen.

19. Die Dorsiventralität der Acorus-Rhizome ist umkehrbar; sie scheint durch die Schwere hervorgerufen zu werden. Vertikal gepflanzte Rhizome entwickeln rings um die Sproßachse herum aus dem Pericykelgewebe Wurzeln. — Um 180° gedrehte Rhizome, deren ursprüngliche Dorsalseite nunmehr zur Ventralseite wurde, bildeten am neu hinzugewachsenen Teil auf der nunmehrigen Ventralseite Wurzeln. — Ältere Sproßpartien konnten selbst auf der nunmehrigen Unterseite, keine Wurzeln regenerieren.

20. Auf der Dorsalseite der kletternden Sprosse von Pothos celatocaulis traten keine Wurzeln auf; auch waren sie nicht dadurch experimentell hervorzurufen, daß ich die Dorsalseite auf feuchtes Moos preßte. Am neu hinzugewachsenen Teil trat dann Wurzelbildung doch nur auf der nunmehr dem Lichte zugekehrten, dem feuchten Moospolster abgewandten Ventralseite auf. Die Bildung von Wurzeln ist also auf die ursprüngliche Ventralseite des kletternden Pothossprosses beschränkt. Diese Eigenschaft wird bereits den Geweben in der Nähe des Vegetationspunktes induziert; sie ist der betreffenden Seite erblich fixiert und anscheinend nicht umkehrbar, auch nicht durch experimentelle Veränderung der einwirkenden äußeren Faktoren, wie Licht, Feuchtigkeit und Schwere.

21. Die beiden an den Knoten sitzenden Wurzeln von Pothos celatocaulis fungieren als Nährwurzeln; die schwächer ausgebildeten internodialen Haftwurzeln können ebenfalls zu Nährwurzeln umgebildet werden.

22. Die Knotenwurzeln sind durch ihre frühzeitige Anlegung, vor allem aber durch den besseren Anschluß an die Gefäßbündel der Sproßachse gegenüber den internodialen Wurzeln bevorzugt. — Der Blattinsertion gegenüber sitzt jeweils die stärker ausgebildete Knotenwurzel.

23. Die Knotenwurzeln von Pothos celatocaulis werden stets angelegt; bei ungenügender Nährstoffzufuhr unterbleibt dagegen die Ausbildung der Internodienwurzeln ganz oder teilweise. Am ehesten treten sie noch unterhalb des Knotens auf; sie sind vorwiegend serial angeordnet.

24. Die Anhäufung von Baumaterial in den jungen Stengelpartien ist für die Anlegung der Wurzeln entscheidend. Deshalb werden im Knoten, wo eine Stauung der Baustoffe in den Leitbahnen stattfindet, am frühesten und ausnahmslos, und auch die kräftigsten Wurzeln gebildet. Darnach am besten begünstigt ist die Partie unmittelbar unterhalb des Knotens.

25. Ohne Einfluß auf die Anlegung der Beiwurzeln am Pothossproß sind die aus den zugehörenden Blättern abgeleiteten Baumaterialien: denn zur Zeit der Wurzelanlegung ist die zugehörige Blattanlage noch unentwickelt.

26. Noch deutlicher als an den Stengeln von Pothos ist dieser Umstand an den jungen peitschenförmigen Sprossen von Hoya carnosa

zu beobachten. Jeweils unterhalb der Blattanlagen entstehen am jungen Sproß, in einer Orthostiche angeordnet, die Haftwurzeln, während die zugehörenden Blätter bei dieser Dikotyle erst viel später, bisweilen mehrere Monate hernach, ausgebildet werden.

27. Keinen Einfluß auf den Ort der Wurzelanlegung am jungen Hoya-trieb hat das Licht; lediglich die Anordnung der Blätter bzw. der Seitenknospen ist für die Entstehung der Beiwurzeln ausschlaggebend.

28. Auch an Efeusprossen, besonders an gepfropften Trieben, treten an der weiterwachsenden Spitze vielfach unterhalb einer Blattinsertion Wurzeln auf, wenn das Blatt noch rudimentär ist und noch lange nicht assimilieren kann.

29. Die wellenförmige Anordnung der „Zaserwurzeln" an der Basis des Blütenschaftes gewisser Lilienarten scheint mit der Blattinsertion in Beziehung zu stehen.

30. Diese Wurzeln werden frühzeitig im Pericykel angelegt, sie schließen sich im wesentlichen nur an ein einziges, vertikales, peripherisches Bündel an. Stecklinge vom Blütenschaft konnten nur soweit Wurzeln bilden, als solche bereits vorher angelegt waren. Partien oberhalb der normalen Bewurzlungszone waren nicht zur Wurzelregeneration zu bringen. Der Blütenschaft von Lilium candidum war unter keinen Umständen zur Regeneration von Wurzeln zu veranlassen.

31. Die mit Beiwurzeln versehenen Stecklinge von Lilium tigrinum wuchsen leicht weiter, solche von Lilium Martagon dagegen nie.

32. Die Schnittbasis vernarbte bei Lilium tigrinum, ohne Callus zu bilden. Eine Zwiebel wurde also nicht direkt regeneriert. Dagegen schwollen ein oder mehrere Seitenknospen zu größeren Zwiebeln an, in welche die Assimilate von den Blättern hinabgeleitet wurden. Ferner wurden einige adventive Brutknospen an der Blattansatzstelle am Stengel regeneriert. — Auch die wurzellosen Stecklinge von Lilium Martagon und Lilium candidum bildeten in einigen seltenen Fällen die Achselknospen zu Brutzwiebeln um.

33. Nicht nur in allen Knoten von Hygrophyten, wie Saccharum, Vanilla, Panicum variegatum, Tradescantia fluminensis finden sich latente Wurzeln, sondern auch in denen der xerophil gebauten Commelinacee Cyanotis Somalensis.

34. Die Knoten der oberirdischen Sproßachse von Tradescantia virginica und einigen anderen Commelinaceen sind ohne latente Wurzelanlagen. Dennoch bewurzeln sich die Stecklinge, da aus Pericykelgewebe nachträglich Wurzeln regeneriert werden. Hierzu ist aber nur der jeweils unterste Knoten am Steckling fähig.

35. Das Pericykelgewebe von Tradescantis virginica bewahrt seinen embryonalen Charakter fast bis zum Absterben des Stengels. Die so entstandenen Wurzeln schließen sich zumeist nur an ein einziges, äußeres, vertikales Gefäßbündel an. Durch das Vorhandensein der Seitensproß-Anschlußbahnen, sowie der Gefäßbündelanastomosen im Knoten wird die Entstehung der Beiwurzeln allein noch nicht bedingt.

36. Die Liliacee Geitonoplesium cymosum legt bereits frühzeitig im Stengelknoten neben der Seitenknospe Wurzeln an. Später werden noch eine Anzahl Wurzeln rings um die Ansatzstelle des ausgetriebenen Seitensprosses, noch an dem Hauptsproß selbst, angelegt. Für

die früh gebildeten Wurzeln kann also nicht eine Ableitung der Baustoffe aus dem Seitensproß die Veranlassung zur Wurzelbildung sein, sondern viel eher ein Reiz, den die wachsende Seitenknospe ausübt.

37. Durch fortgesetztes Umhüllen von Hafer- und Maishalmen mit feuchtem Moos oder Sägemehl, sowie durch Kultivieren in feuchtwarmen Räumen konnte ich die Anzahl der wurzelanlegenden Knoten vermehren und diese am Stengel nach oben verschieben. Es bildeten demnach obere Knoten noch Wurzeln, wo solche in der gleichen Höhe bei normalen Pflanzen nicht mehr angelegt werden. Die obersten Knoten konnte ich jedoch nicht zur Anlegung von Wurzeln veranlassen.

38. Nur die untere Knotengruppe der Stengel von Maranta und Phrynium in ca. 50 cm Höhe birgt latente Wurzelanlagen und kann sich deshalb bewurzeln. Obere Knotengruppen vermochten aus ihrem Pericykelgewebe keine Wurzeln zu regenerieren.

39. Der die Ananasfrucht krönende Blattschopf weist zahlreiche Wurzelanlagen auf, die unter dem Schutz der Blätter an seiner Basis bisweilen auch nach außen hervorbrechen. Ihre Anlegung wird anscheinend mit dadurch veranlaßt, daß die wurzelbildenden Baustoffe nicht mehr hinabgeleitet werden können, so daß der Blattschopf wie ein Steckling auf der Ananasfrucht sitzt.

40. Diese Wurzeln entstehen frühzeitig aus Pericykelgewebe an der Basis des Vegetationskegelmantels; nachträglich werden an dieser Stelle keine mehr regeneriert. Das ältere Pericykelgewebe kann aber sekundär noch Zellteilungen eingehen, vorwiegend um Anschlußbündel für austreibende Achselknospen zu bilden.

41. Die Wurzeln des Blattschopfes sind durch einen starken Korkmantel geschützt, der aus äußeren Rindenzellen hervorgeht. Bei Erdwurzeln der Ananas fand ich diesen nicht von der gleichen Ausbildung.

42. Auch die Seitensprosse unterhalb der Frucht bilden sich zu ähnlichen Blattschöpfen aus; sie weisen gleichfalls latente Wurzelanlagen auf, während das Knotengewebe des Hauptstengels, an dem sie ansitzen, ohne Wurzelanlagen ist.

43. Oberirdische Ausläufer von Ophiopogon japonicus haben nur an ihrem apikalen Ende Wurzeln angelegt. Mittlere Knotenpartien sind nicht zur Bewurzelung zu bringen.

Wurzelbildung nur an der Basis der austreibenden Seitenknospen:

44. Meine Bambusastecklinge bildeten zwar niemals an der Basis der austreibenden Seitenknospen Wurzeln. An einem verletzten Halme in 6 Meter Höhe hatten aber die Seitentriebe an ihrer Basis Wurzeln regeneriert, wohl infolge der sich hier stauenden, wurzelbildenden Baustoffe.

45. An der Basis der Seitentriebe der Halme von Oryzopsis paradoxa sitzen die Wurzeln nicht nur neben-, sondern auch eine Strecke weit übereinander.

46. Von Asparagus-Arten bewurzelten sich nur die Stecklinge von Asparagus tenuissimus. Noch an der Basis des Stecklings sitzende Nebenknospen regenerierten eine Wurzel, die zum Teil fleischig anschwoll; später wuchsen die basalen Beiknospen zu Sprossen aus.

47. Von Tricyrtis hirta eignen sich zur Stecklingsvermehrung selbst die aus der Blütenregion entnommenen Teile der Sproßachse. Seiten-

knospen oder deren Beiknospen bilden aus ihrem embryonalen Gewebe Wurzeln, ehe sie selbst zum Sproß auswachsen.

48. Ebenso verhielten sich Stecklinge von Costus Malortieanus. An der Basis der austreibenden Seitenknospen werden einige Achselknospen als Rhizome ausgebildet.

49. An einer nicht zurückgeschnittenen Sproßachse setzte im Frühling die Terminalknospe das Wachstum fort und bewurzelte sich an ihrer eigenen Basis. Seitenknospen an der Basis dieses neuen Sprosses bildeten sich als horizontale Luftrhizome aus.

50. Die Blattschöpfe der Cyperus-Arten weisen zunächst keine latenten Wurzeln auf. In feuchtes Substrat gepflanzt, werden infolge des Reizes, den das Wasser und zugleich die austreibenden Seitenknospen ausüben, Wurzeln an den Stecklingen regeneriert.

51. Diese entstehen im gestauchten Endtrieb aus embryonalem Pericykelgewebe unmittelbar unter der Ansatzstelle eines austreibenden Seitensprosses.

52. Versuchspflanzen von Lilium tigrinum, die unter ungünstigen Verhältnissen in Töpfen kultiviert wurden, zogen ihre Reservestoffe aus der Zwiebel und verlagerten sie in untere Partien des Blütenschaftes, sowie in hier zahlreich gebildete Brutzwiebeln, zu denen eine größere Anzahl Blattachselknospen angeschwollen war; außerdem waren noch Adventivzwiebeln neben diesen regeneriert worden.

Blattstecklinge:

53. Normalerweise werden an isolierten Zwiebelblättern von Lilien Brutzwiebeln an der Basis des Blattes regeneriert. Ich beobachtete aber Fälle, in denen an noch an der Sproßachse sitzenden Zwiebelblättern von Lilium Martagon und Fritillaria imperialis mehrere Brutzwiebeln an der apikalen Schnittwunde bzw. auf der Blattfläche regeneriert worden waren. Ungünstige Verhältnisse hatten anscheinend den hemmenden Einfluß des Vegetationspunkt-Meristems unterdrückt.

54. An allen gesteckten Blatt-Teilstücken von Sansevieria zeylanica wurden Wurzeln und später eine Anzahl Sprosse regeneriert. Zur Weiterentwicklung gelangte aber zumeist nur einer an jedem Blattstück.

55. Zur Regeneration gingen die basalen Partien der Gefäßbündelscheiden Zellteilungen ein. Hauptsächlich teilten sich die an der Berührungsstelle von Holz- und Siebteil sitzenden Scheidenzellen.

56. Aus einem dieser beiden Teilungskomplexe bildete sich die Wurzel. Aus dem andern wurde später zumeist ein Sproß regeneriert. Beide Organe sind also aus endogenem Gewebe hervorgegangen. Wurzeln und Sprosse an Blattstecklingen von Sansevieria gehen also aus Teilungen der Gefäßbündelscheide, „dem Sonderpericykel“ hervor.

57. Wurzeln wie Sprosse schlossen sich mit ihren Leitungsbahnen nur an das betreffende Mutterbündel des Blattstecklings an, dem sie ihre Entstehung verdanken.

58. Auch das Gefäßbündelcambium kann wieder Zellteilungen eingehen; zumeist aber übt es nur einen anregenden Einfluß auf die Zellen der Gefäßbündelscheide aus. Das weitlumige Markparenchym war nicht fähig, Wurzeln oder Sprosse zu regenerieren, sondern nur gleichartige Zellen.

59. Zamioculcas-Teilblättchen fallen leicht vom Blattstiel ab, ohne daß hierzu eine besondere Trennungsschicht ausgebildet wäre. Des-

halb wurde an der Blättchenbasis auch dann eine Knolle regeneriert, wenn das Fiederblättchen oberhalb der gewöhnlichen Abbruchstelle abgeschnitten und gepflanzt wurde.

60. Durch Zellteilung aller lebenden Gewebepartien geht an der Basis der Blattnerven eine knollenartige Anschwellung hervor, in der sich nach gewisser Zeit Wurzeln und später Sprosse zeigen. Beide können nur gebildet werden vor dem basalen Ende der Blattbündel in der angeschwollenen Blattnervpartie, dem oberen Teile der Knolle. Gewöhnliches Markparenchym ist nicht fähig Wurzeln und Sprosse zu regenerieren.

61. Die Entstehung von Wurzeln und Sprossen aus dem Parenchym der Gefäßbündelscheide ist der von Sansevieria beschriebenen analog. In einigen Fällen sah ich bei Zamioculcas Sprosse gebildet vor Gefäßbündelenden, ohne daß hier vorher eine Wurzel entstanden war.

62. In derselben Weise wie die ganzen Fiederblättchen vermögen auch Teilstücke davon vor den Blattnerven zu regenerieren.

63. Sogar Teile des blättchenlosen Blattstiels sind zur Regeneration von Wurzeln und Sprossen vor je einem Gefäßbündel fähig.

64. Blattstecklinge von Sedum Stahlii konnten nach Entfernen des basalen Trennungsgewebes wohl noch Wurzeln, aber keine Sprosse mehr regenerieren.

65. Die im August gesteckten Blätter von Bryophyllum crenatum zeigten gleichzeitig Bewurzelung an der Blattstielbasis und Austreiben der blattrandbürtigen Knospen. Trockenheit der Luft hatte zunächst die blattbürtigen Knospenanlagen am Austreiben gehemmt, sodaß sich die in feuchtem Sande steckende Blattstielbasis bewurzeln konnte.

66. Die Regenerationserscheinungen an allen Blattstecklingen lassen sich nur kausal erklären.

Pfropfung der Monokotylen.

67. Gepfropfte Pflanzen der mit einem Stammcambium versehenen baumförmigen Liliaceen gingen früher oder später nach der Pfropfung zugrunde. Pfropfreiser von Dracaena und Cordyline blieben höchstens 2 Monate am Leben; eine Pfropfung von Aloë plicatilis brachte es auf über $1\frac{1}{2}$ Jahre. Ein Wundgewebe war nur selten und dann nur schwach ausgebildet. Das Pfropfreis war nur grün geblieben, ohne neuen Zuwachs aufzuweisen.

68. Mehrere Monate am Leben blieben die Pfropfungen von dickstengeligen Araceen, wie z. B. von Aglaonema. An der Berührungszone beider Symbionten war von beiden ein Callusparenchym gebildet worden. Gefäßbündelanschlüsse aber blieben aus. Es zeigte sich auch kein Zuwachs am Pfropfreis. Nachdem die Blätter abgefallen, blieb die Sproßachse des Reises noch lange grün.

69. Pfropfversuche an Gräsern und an Vanilla blieben ohne Erfolg, auch bei Anwendung von „gemischtem Pfropfen“ und „Absäugeln“.

70. Gepfropfte Rhizome von Iris hielten sich über 4 Jahre am Leben, ohne Gefäßbündel in dem Parenchym der Verwachsungszone ausdifferenziert zu haben. Die ununterbrochen weiter gebildeten Blätter wurden immer kleiner. Der Rhizomzuwachs war kümmerlich und wies zahlreiche Wurzeln auf. Die Unterlage bildete keine neuen Wurzeln.

71. Spaltpfropfungen von Campelia zanonia zeigten an der Verwachsungszone reichlich Callusbildung. Viele Pfropfungen hielten

sich auch 6 Monate lang am Leben und hatten in der Zeit eine Anzahl neuer Blätter und etwas gestreckte Internodien gebildet. Dann wurden die Pflanzen stets durch Fäulnis zerstört, die von der Unterlage ausging.

72. Damit die Unterlage nicht ohne Assimilationsapparat sei, bevor innige Verwachsung beider Symbionten eintritt, wandte ich die „gemischte Pfropfweise" an, indem ich dafür sorgte, daß auch die Unterlage niemals ohne Blattwerk war. Hierdurch blieben die Pflanzen länger am Leben, in einem Falle sogar über 18 Monate; dieser gelangte zur Blüte.

73. Trotzdem die Pfropfreiser neuen Zuwachs aufwiesen, und trotz reicher Callusbildung an der Verwachsungszone und innigem Ineinandergreifen von Parenchymzellen, sind in diesem Callusparenchym an der Verwachsungszone beider Symbionten niemals Gefäßbündel ausdifferenziert worden. — Wasseraufnahme der Pfropfreiser von Campelia kann durch die Blätter direkt erfolgen.

74. Solange nicht auch eine vollständige Kommunikation der Leitbahnen von Unterlage und Pfropfreis hergestellt ist, welche allein einen normalen Entwicklungsgang der gepfropften Pflanze gewährleistet, kann von dem Gelingen einer Monokotylen-Pfropfung nicht die Rede sein.

75. Deshalb muß festgestellt werden, daß nach all dem bisher über Monokotylen-Pfropfung Bekannten und nach den in dieser Arbeit gewonnenen Resultaten eine wirklich erfolgreiche Pfropfung von Monokotylen bis heute noch nicht gelungen ist.

Anordnung der Arbeit.

A. Stecklingsbildung bei Monokotylen.

Eingangs dieser Arbeit wurden die Begriffe „Pericykel" und „adventiv" zu erörtern versucht (p. 3—5).

Nach Art der Stecklingsbildung unterschied ich drei Punkte:

I. Punkt: Bewurzlung der Sproßachse selbst:

1. Aus einem Folgemeristem entstehen die Adventivwurzeln.

Kap. 1.

a) Adventivwurzeln werden aus einem Cambium gebildet.

Von allen mit sekundärem Dickenwachstum versehenen Liliifloren können alle beblätterten Sproßteile aus beliebiger Höhe zur Stecklingsvermehrung benutzt werden (p. 6—15).

Kap. 2.

b) Adventivwurzeln entstehen aus lokal wieder in Zellteilungstätigkeit getretenem Dauergewebe des Pericykels.

Diese Entstehungsweise scheint im wesentlichen auf gewisse Partien des Palmenstammes beschränkt zu sein (p. 16—23).

Kap. 3.

c) Adventivwurzeln werden aus embryonalen Zellen der Gefäßbündelscheide (dem „Sonderpericykel") regeneriert.

Hierzu ist vor allem die untere Internodienpartie gewisser Commelinaceen befähigt (p. 23—28). Die basale Streckungszone der Grashalminternodien zeigte sich nicht regenerationsfähig; eine Ausnahme bilden die Poagallen (p. 29—30).

2. Die Bewurzelung der Stecklinge erfolgt durch normale Beiwurzeln, die frühzeitig aus primärem Pericykelgewebe gebildet werden und oft nur latent geblieben waren.

Kap. 4.

a) Beiwurzeln sind über die ganze oberirdische Sproßachse verbreitet.

Es bewurzeln sich die Kopfstecklinge von Vellozia, Prionium, Pandanus, Aglaonema u. a. Araceen (p. 32 ff.)

Kap. 5.

b) Die Wurzeln sind einseitig auf der ganzen Sproßachse lokalisiert.

α) Die Dorsiventralität ist jedoch umkehrbar: Rhizome von Acorus Calamus (p. 36—38).

Kap. 6.

β) Die Dorsiventralität ist fixiert: Bei den kletternden Sproßachsen von Pothos celatocaulis (p. 39—44).

Kap. 7.

c) Beiwurzeln treten nur an der Basis der oberirdischen Sproßachse auf: So bei verschiedenen Lilienarten (p. 45—51).

Kap. 8.

d) Die Wurzelbildung der Stecklinge ist auf die Knoten lokalisiert. Bemerkungen über das Knotengewebe (p. 51—53).

α) Alle Knoten der oberirdischen, vegetativen Sproßachse sind zur frühzeitigen Anlegung von Beiwurzeln fähig.

So z. B. viele Rhizome und flutende Sproßachsen von Wassergräsern und Potamogetonaceen. Ferner alle Halmknoten von Saccharum, von Araceen und gewissen Orchideen, z. B. von Vanilla und Vanda (p. 53—56). Gefäßbündelverlauf der Commelinaceen (p. 57—58). Knotenwurzeln von Tradescantia fluminensis u. a. Commelinaceen. — Stecklinge von Tradescantia virginica regenerieren erst nachträglich Wurzeln (p. 59—60). Campelia; Geitonoplesium.

Kap. 9.

β) Nur in den Knoten der unteren Partie der oberirdischen Sproßachse werden Wurzeln (frühzeitig) angelegt (p. 62—67).

Bambusa, Phalaris arundinacea, Avena, Zea Mais. Auch an den Stengelstecklingen von Maranta und Phrynium bewurzelt sich nur die untere Knotengruppe.

Kap. 10.

c) Wurzelanlegung nur an gestauchten Endtrieben (Ananas) und Ausläuferenden (Ophiopogon jap.) (p. 68—70).

II. Punkt: Stecklinge bewurzeln sich an der Basis der austreibenden Seitenknospen.

Kap. 11.

1. Die Seitenknospen der vegetativen Sproßachse wachsen dabei zu normalen Trieben aus (p. 71—77).

Bambusa, Phalaris arundinacea, Oryzopsis, Uniola u. a. Ferner Smilax, Bomarea, Asparagus tenuissimus, Tricyrtis hirta; Dendrobium u. a. Orchideen; Costus; Cyperus; Chlorophytum; Marica.

Kap. 12.

2. Der Steckling wächst zunächst nicht weiter; seine Seitenknospen bilden sich zu ruhenden „Brutknospen" um (p. 77—80).

Dioscarea, Remusatia, Globba, Lilium-Arten.

3. „Viviparie“ (p. 81—82). Poa bulbosa und P. alpina; verschiedene Liliifloren, z. B. Arten von Allium, Gagea, Agave, Lachenalia, Hyazinthus.

III. Punkt: Blattstecklinge von Monokotylen.

Kap. 13.

1. Regeneration an Zwiebelschuppen von Lilium, Hyazinthus, Fritillaria (p. 83—84).
2. Regeneration an gesteckten Laubblättern: Zusammenstellung der bisher bekannten Fälle. — Erfolglose Blattstecklingsversuche (p. 84—85).

Kap. 14.

3. Sansevieria-Blattstecklinge. Anatomisches (p. 85—89).

Kap. 15.

4. Zamioculcas-Blattstecklinge (p. 89—95). Regeneration an Fiederblättchen, an Teilstücken von solchen und am Blattstiel. Unvollständige Regeneration an Blattstücken von Sedum Stahlii (p. 96).

Kap. 16.

5. Blattstecklinge der Dikotyle Bryophyllum crenatum. Gleichzeitige Wurzelbildung an der Blattstielbasis und Austreiben der blattrandbürtigen Sproßanlagen (p. 97—99).

Kap. 17.

6. Über das Wesen der Blattstecklingsbildung (p. 99—101).

B. Pfropfung von Monokotylen.

Kap. 18.

1. Historischer Überblick über Monokotylen-Pfropfungen (p. 101—105).

Kap. 19.

2. Eigene Pfropfversuche an Monokotylen.
   Dracaena, Aloë (p. 105—107); Saccharum u. a. Gramineen. Aglaonema u. a. Araceen (p. 108); Vanilla, Iris (p. 110), Tradescantia. — Campelia-Pfropfungen (p. 111—120). Rückblick.

Kap. 20.

Schluß: Über Äquipotenz der Zellen (p. 121—122).

Die Untersuchungen zu dieser Arbeit wurden in den Jahren 1909/10 am Pflanzenphysiologischen Institut zu München angestellt. Zahlreiche ergänzende und einige Kontrollversuche, sowie die zahlreichen Quellenstudien stellte ich später am Botan. Inst. d. Landw. Akad. zu Bonn an.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Dr. K. von Goebel, der diese Arbeit anregte und der mich während meiner Untersuchungen aus dem reichen Schatze seines Wissens mit Rat und Tat unterstützte, spreche ich hiermit für sein großes Interesse, für die wertvollen Anregungen und für seine Mühewaltung meinen verbindlichsten Dank aus.

Auch Herrn Professor Dr. M. Körnicke in Bonn bin ich für sein liebenswürdiges Entgegenkommen zu großem Dank verpflichtet.

Literatur-Angabe.

De Bary, A., Vgl. Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877.
Beijerinck, M. W., Die Galle von Cecidomyia an Poa. (Bot. Ztg., Jg. 43. 1885.)
—, Beob. u. Betr. üb. Wurzelknospen u. Nebenwurzeln. (Natuurk. Verh. d. Konik. Akad. Amsterdam. Deel 25. 1887.)
Beinling, E., Adventivwurzeln u. Laubknospen an Blattstecklingen von Peperomia. (Cohns Beitr., Bd. 3. 1879.)
Bruhn, W., Beitr. z. experim. Morphol. d. Luftwurzeln. (Flora. Bd. 101. 1910.)
Brutschy, A, Monogr. Stud. a. Zugersee. Arb. a. Tech. Hochsch. Zürich. Stuttgart 1912.
Buchenau, F., Juncaceae. (Engler-Prantl, Nat. Pfl. Fam., T. II., Abt. 5. 1888.)
Burchard, O., Dendrolog. Wander. a. d. Kanar. Ins. (Mitt. d. Deutsch. Dendrol. Ges. 1911. p. 277.)
Calderini, J., Essai d'expér. sur la greffe des Graminées. (Ann. d. sc. nat., Botan., Sér. 3, T. 6. 1846.)
De Candolle, A. P., Physiologie végétale. Paris 1832. Übers. v. J. Röper. Stuttgart u. Tübingen 1833.
Carano, E., Su le formazioni secondarie nel caule delle Monocotiledoni. (Ann. di Botan., Vol. 8. 1910. p. 1.)
Chun, C., Aus den Tiefen des Weltmeeres. Jena 1900.
Clos, D., Des racines caulinaires. (Mém. Acad. Toulouse. Sér. 8, T. 5. 1884. p. 222.) (Unzugänglich geblieben!)
Crüger, H., Gewebeveränderung bei d. Fortpfl. durch Stecklinge. (Bot. Ztg., Jg. 18. 1860. p. 369.)
Dammer, U., Gartenflora. Jg. 46. 1897. p. 595.
Daniel, L., La greffe mixte. (Compt. rendus d. sc., Paris. T. 125. 1897.)
—, Greffe de quelques Monocotyled. sur elles mêmes. (Compt. rendus d. sc., Paris. T. 129. 1899.)
—, Les conditions de réussite des greffes. (Rev. génér. de Bot., T. 12. Paris. 1900.)
Demtschinsky, Die Ackerbeetkultur. Berlin (Parey) 1911.
Döring, Ed., Das Leben der Tulpe. Sondershausen 1910.
Doposcheg-Uhlár, J., Stud. z. Regenerat. u. Polar. d. Pflanzen. (Flora. p. 24—86. Bd. 102. 1911.)
Drude, O., Palmae, Cyclanthaceae. (Engler-Prantl, Nat. Pfl.-Fam., T. II, Abt. 3. 1889.)
Eberhardt, C., Beitr. z. Anat. u. Entwickl. d. Commelinaceen. [Diss.] Hannover 1900.
Engler, A., Über Reprodukt. v. Zamioculcas Loddigesii aus ihren Fiederblättchen. (Bot. Jahrb. f. System. Bd. I. 1881. p. 189.)
—, Araceae. (Engler-Prantl, Natürl. Pfl.-Fam., T. II, Abt. 3. 1889.)
Falkenberg, P., Vgl. Unters. üb. d. Bau der Veget. Org. d. Monok., Stuttgart 1876.
Figdor, W., Exper. u. histol. Studien üb. Verwachsung. (Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. Math.-Nat. Kl., Bd. 100. 1891.)
Fischer, Th., Die Dattelpalme. (Erg.-H. z. Petermanns Mittlg. 1881.)
Fischer, H., Der Pericykel in d. freien Stengelorganen. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 35. 1900.)
Fockens, J. W., Über Luftwurzeln. [Diss.] Göttingen 1857.
Gaudichaud, Ch., Rech. gén. sur l'organographie . . . des végét., Paris 1841.
Goebel, K., Über Wurzelknospen von Anthurium longifol. (Bot. Ztg., Bd. 36. 1878. p. 645.)
—, Beitr. z. Morphol. u. Physiol. d. Blattes. (Bot. Ztg., Bd. 38. 1880. p. 822.)
—, Vgl. Entwicklungsgesch. d. Pflanzenorg. Berlin. 1884.
—, Pflanzenbiol. Schilderungen. Marburg 1889.
—, Organographie der Pflanzen. Jena 1898.
—, Regeneration im Pflanzenreich. (Biol. Centralbl., Bd. 22. 1902.)
—, Weitere Studien über Regeneration. 2. Bryophyllum. (Flora. Bd. 92. 1903. p. 135.)
—, Allgem. Regenerationsprobleme. (Flora. Bd. 95. Erg.-Bd. 1905/a, p. 384.)
—, Die Knollen der Dioscoreen. (Flora. Bd. 95. Erg.-Bd. 1905/b, p. 167.)
—, Einf. i. d. experimentelle Morphologie d. Pfl., Leipzig 1908/a.

Goebel, K., Brutknospenbild. b. Drosera u. einigen Monok. (Flora. Bd. 98. 1908/b, p. 324.)
Gravis, A., Rech. anat. et phys. sur le Tradescantia virginica. (Mém. cour. par l'acad. de Belgique. T. 57. 1898/99.)
Guillaud, A., Rech. s. l'anat. compar. et le dével. d. tissus de la tige dans les Monoc. (Ann. des sc. nat., Botan., Sér. 6, T. 5. 1878.)
Haberlandt, G., Physiol. Pflanzenanatomie. 4. Aufl., Leipzig 1909.
—, Botan. Tropenreise. 2. Aufl., Leipzig 1910.
Hackel. Gramineae. (Engler-Prantl, Nat. Pflanzenfam., Abt. II, Bd. 2. 1887.)
Hansen, A., Vgl. Unters. üb. Adventivbildungen bei Pflanzen. (Abh. d. Senckenberg. Naturf. Ges., Bd. 12. 1881.)
Hausen, E., Üb. Morphol. u. Anat. d. Aloineen. (Verh. d. Bot. Ver. d. Prov. Brandenburg. Jg. 42. 1900.)
Hausmann, E., Anat. Unters. a. Nolina. (Bot. Centralbl., Beih., Abt. 2, Bd. 23. 1908.)
Heede, A. van den, L'Art de bouturer. Paris.
Hegi, G., Ill. Flora v. Mitteleuropa. München. Bd. I u. II.
Heinricher, E., Unterschiede zwischen Lilium bulbiferum u. L. croceum. (Flora. N. F. Bd. 2. 1911.)
Irmisch, Th., Morph. d. Monok. Knollen- u. Zwiebelgewächse. Berlin 1850.
—, Beitr. z. Biol. d. Orchideen. Halle 1853.
Kabus, B., Unters. üb. Regenerationsvorgänge b. Pflanzen. (Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl., Bd. 11, 1912.)
Karsten, H., Die Vegetationsorgane der Palmen. (Abh. d. Akad. d. Wiss. z. Berlin a. d. Jahre 1847. Berlin 1849.)
Kerner von Marilaun, A., Pflanzenleben. Bd. 2. 1891.
Kirchner u. Volkart. Gramineae. (Lebensgesch. d. Blütenpfl. Mitteleuropas. Bd. 1, Abt. 2, Lief. 8 u. 11. 1908.)
Klebs, G., Willkürl. Entwicklungsänderungen bei Pfl., Jena 1903.
—, Probleme der Entwicklung. (Biol. Centralbl., Bd. 24. 1904.)
Kny, L., Einschaltung des Blattes i. d. Verzweigungssystem d. Pfl. (Naturw. Wochenschr., N. F. Bd. 3. 1904. p. 369.)
Koorders, S. H., Exkursionsflora von Java. Bd. 1. Jena 1911.
Kränzlin, H., Dickenwachstum d. Palme Euterpe oler. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 24. 1906.)
Kraus, C., Abnormitäten an Haferpflanzen. (Forsch. a. d. Geb. d. Agrikulturphys., hrsg. v. Wollny. Bd. 13. 1890.)
Küster, E., Regenerationserscheinungen. (Bot. Centralbl., Beih., Bd. 14. 1903/a.)
—, Patholog. Pflanzenanatomie. Jena 1903/b.
—, Die Gallen der Pflanzen. Leipzig 1911.
Lindemuth, H., Bulbillen an Blütenschäften von Lachenalia u. Hyazinthus. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 14. 1896. p. 247.)
—, Vers. u. Betr. üb. das Pfropfen von Pflanzen. (Gartenflora. Jg. 49. 1900. p. 237.)
—, Regeneration von Wurzel- u. Sproßbildung auf Blättern. (Gartenflora. Jg. 52. 1903. p. 479 u. 619.)
Lindinger, L., Anat. u. Biol. d. Monok.-Wurzel. (Bot. Centralbl., Beih., Abt. 1, Bd. 19. 1906.)
—, Die Bewurzelungsverh. großer Monokotylenformen. (Gartenflora. Jg. 57. 1908.)
—, Die Struktur von Aloë dichotoma. (Bot. Centralbl., Beih., Abt. 1, Bd. 24. 1909.)
—, Die sekundären Adventivwurzeln von Dracaena. (3. Beih. z. Jahrb. d. Hamburg. Wiss. Anst., Bd. 26. 1908. p. 59.)
—, Reisestudien auf Teneriffa. (Abh. d. Hamb. Kolonial-Instit. Bd. 6. 1911.)
Löhr, Th., Beob. u. Unters. an sproßlosen Blattstecklingen. [Diss.] Bonn 1908.
Ludwigs, K., Biol. d. Equiseten. (Flora. N. F. Bd. 3. 1911.)
Mangin, L., Rech. anat. de l'Acorus Calamus. (Bull. de la Soc. d. sc. de Nancy; Ref. in Justs Bot. Jahresber., Jg. 8, Abt. 1, 1880. p. 65.)
—, Origine et insertion des racines adventives monocot. (Ann. d. sc. nat., Bot., Sér. 6, T. 14. 1882.)
Mathuse, O., Über Blattstecklinge dikotyler Pflanzen. (Bot. Centralbl., Beih., Abt. 1, Bd. 20. 1906.)
Meyer, A., Wissenschaftl. Drogenkunde. T. 2. 1892.

Mohl, H. v., Über die Cambiumschicht des Stammes d. Phaner. u. ihr Verh. z. Dickenwachstum. (Bot. Ztg., Jg. 16. 1858.)
Müller, H., Üb. d. Metakutisierung . . . . u. d. verkorkten Scheiden der Monok. (Bot. Ztg., Bd. 64. I. 1906. p. 53.)
Nägeli, C., Beitr. z. wiss. Bot., Leipzig 1858.
Němec, B., Weit. Unters. ü. d. Regeneration. I. Bull. intern. Acad. sc. Bohême. 1907.
—, desgl. III, ebenda 1911. (Sonderdr.)
—, desgl. IV, ebenda 1911. (desgl.)
Noll, F., Über Adventiv-Wurzelsysteme bei Dikotylen. (Sonderdr. a. Sitz.-Ber. d. niederrh. Ges. f. Natur- u. Heilk. z. Bonn. 1907.)
Ohmann, M., Üb. d. Art u. d. Zustandekom. d. Verwachsung zweier Pfropfsymbionten. (Centralbl. f. Bakt., Abt. 2, Bd. 21. 1908. p. 232 ff.)
Pax, F., Amaryllidaceae. (Engler-Prantl, Nat. Pfl.-Fam., II, Abt. 5, 1888.)
Petersen, O. G., Zingiberaceae. (Engler-Prantl, Nat. Pfl.-Fam., II, Abt. 6, 1889.)
Pfitzer, E., Orchidaceae. (Engler-Prantl, Nat. Pfl.-Fam., II, Abt. 6, 1889.)
Preuß, P., Expedition nach Zentral- u. Südamerika. Berlin 1901.
Prillieux, E., La galle des tiges du Poa nemoralis. (Ann. des sc. nat., Bot., Sér. 3, T. 20. 1853. p. 191.)
Queva, C., Contr. à l'Anat. d. Monocotyl. I. Les Uvulariées tubéreuses. (Trav. et mém. de l'univers. de Lille; 1899; Ref. im Bot. Centralbl., Bd. 82. 1900. p. 241.)
—, Contr. à l'Anat. des Monoc. (Beih. z. Bot. Centralbl., Abt. 2, Bd. 22. 1907. p. 30.)
Raunkiaer, C., Danske Blomsterplanters. I. Enkimbladede. Kopenhagen 1895—99.
—, Com. les plantes à rhizomes . . . Acad. roy. sc. Danemark. 1904.
—, Types biologiques. Ebenda 1905.
—, Planterigets Livsformer. Kopenhagen 1907.
Regel, F., Die Vermehrung der Begoniaceen aus Blättern. (Jenaisch. Ztschr. f. Naturwiss., Bd. 10. 1876.)
Reinhardt, L., Kulturgesch. d. Nutzpfl., München 1911.
Revue Horticole. Paris 1909.
Riehm, E., Beob. an isol. Blättern. (Ztschr. f. Naturwiss., Halle a. S., 1905.)
Rimbach, A., Über Lilium Martagon. (Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. 16. 1898.)
Roß, H., Die Pflanzengallen. Jena 1911.
Schacht, H., Physiol. Bot., Die Pflanzenzelle. Berlin 1852.
Schoute, J. C., Zellteilungsvorg. im Cambium. (Verh. d. Kon. Acad. v. Wetensch., Amsterdam. Sect. II, D. 9. 1902/a; Ref. i. Bot. Centralbl. 1904. p. 291.)
—, Die Stelärtheorie. Groningen 1902/b.
—, Stammesbildung der Monok. (Flora. Bd. 92. 1903.)
—, Üb. d. Dickenwachstum d. Palmen. (Ann. Jard. bot. Buitenzorg. Sér. 2, T. 9; 1912. Ref. i. Bot. Centralbl., Bd. 122. 1913. p. 33.)
Schreber, J. Ch. D., Beschreibung der Gräser. T. 2. Leipzig 1810.
Schroeter, C., Der Bambus. Zürich-Basel 1885.
—, Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich 1908.
Schuster, J., Morphol. d. Grasblüte. (Flora. Bd. 100. 1910.)
Simon, S., Exp. Unters. üb. Differenz.-Vorgänge im Callusgewebe. (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 45. 1908/a.)
—, Exp. Unters. üb. d. Entstehung von Gefäßverbindungen. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 26. p. 364. Festschr. 1908/b.)
Stingl, G., Über regenerative Neubildungen an isolierten Blättern. (Flora. Bd. 99. 1909.)
Stoll, R., Über die Bildung des Callus bei Stecklingen. (Bot. Ztg., Jg. 32. 1874. p. 737.)
Strasburger, E., Bau u. Verr. d. Leitungsbahnen. Jena 1891.
—, Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 36. 1901. p. 493.)
—, Verdickungsweise der Stämme von Palmen und Schraubenbäumen. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 43. 1906.)
Strasburger, Jost, Schenk, Karsten, Lehrb. d. Bot., 11. Aufl., 1911.
Tieghem, Ph. van, Rech. sur la structure des Aroidées. (Ann. d. sc. nat., Bot., Sér. 5, T. 6. 1866.)
—, Note sur le péricycle. (Bull. de la Soc. bot. de France. T. 33. 1886.)
— et Douliot, H., Rech. comp. sur l'origine des membres endogènes. (Ann. d. sc. nat., Bot., Sér. 7, T. 8. 1888.)

Tittmann, H., Callusbildung an Stecklingen holziger Gewächse. (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 27. 1895.)
Trécul, A., Rech. s. l'origine des racines. (Ann. d. sc. nat., Bot., Sér. 3, T. 5. 1846.
Velenovsky, J., Vgl. Morphol. d. Pfl., T. 2. Prag 1907.
Vöchting, H., Organbildung im Pflanzenreich. Bd. 1. Bonn 1878.
—, Transplantation am Pflanzenkörper. Tübingen 1892.
De Vries, H., Über abnorme Entstehung sekund. Gewebe. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 22. 1891.)
Weir, J. R., Unters. üb. d. Gattung Coprinus. (Flora. N. F. Bd. 3. 1911.)
Went, F. A. F. C., Über Haft- u. Nährwurzeln. (Sonderdr. a. Ann. d. Jard. Bot. de Buitenzorg. Vol. 12. 1893.)
—, Chem. phys. Vorg. über das Zuckerrohr. (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 31. 1898. p. 290.)
Wittmack, L., Bromeliaceae. (Engler-Prantl, Nat. Pflanz.-Fam., Bd. II, Abt. 4. 1888.)
—, Gartenbaulexikon. 3. Aufl., Berlin (Parey) 1902.
Wettstein, F., Entw. d. Beiwurzeln einiger dikot. Sumpf- u. Wasserpflanzen. (Beih. z. Bot. Centralbl., Abt. 2, Bd. 20. 1906.)
Wiesner, J., Elemente der wiss. Botanik. Bd. 2. Wien 1891.
—, Elemente der wiss. Botanik. Bd. 3, III. Aufl., Wien 1913.
Winkler, H., Regenerative Sproßbildung an den Blättern von Torenia. (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 21. 1903.)
—, Umwandlung des Blattstiels zum Stengel. (Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48. 1908.)
—, Pflanzenwelt d. Tropen in: Das Leben der Pflanze. Bd. 4. Kosmos. Stuttgart 1913.
Wydler, H., Klein. Beitr.; Mitt. d. naturf. Ges. Bern, a. d. J. 1872.

Lebenslauf.

Geboren wurde ich, Otto Schubert, am 22. Februar 1883 zu Rosefeld in Anhalt als Sohn des Gutsbesitzers O. Schubert. Ich besuchte die Gymnasien zu Cöthen und Sondershausen i. Thür., wo ich mir das Zeugnis der Reife erwarb. Sodann genügte ich meiner einjährigen Militärpflicht im Garde-Jäger-Bataillon zu Potsdam. Hierauf widmete ich mich dem Studium der Naturwissenschaften, zuerst ein Semester lang an der Universität zu Berlin, darauf während der folgenden zwei Semester an der Universität zu Freiburg i. Br. Schließlich wandte ich mich nach München, um mich hier fünf Semester lang besonders dem Studium der Botanik zu widmen. Seit 1. August 1910 war ich als Assistent bei Herrn Professor Dr. Körnicke am Botanischen Institut der Kgl. Landw. Akademie zu Bonn-Poppelsdorf tätig.

Im April 1912 legte ich einer hohen philosophischen Fakultät, Sektion II, der Universität München diese Arbeit vor. Als Nebenfächer wählte ich Zoologie und Geologie.

Teilgenommen habe ich an den Vorlesungen und praktischen Übungen folgender Herren Dozenten:

In Berlin: Engler, Schwendener, Busse, Kolkwitz; Branka, Plate, Wahnschaffe.

In Freiburg: Oltmanns; Deecke, Fischer, Gattermann, Gaupp, Himstedt, Meyer, Schleip, Weismann, Wilckens.

In München: von Goebel, Hegi, Mayr†; Goldschmidt, Muthmann, Rothpletz.

Allen meinen akademischen Lehrern fühle ich mich zu großem Dank verpflichtet.

Fürstlich priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff) Rudolstadt